

Quantitative Untersuchungen
über das Gehirn der Knochenfische,
mit besonderer Berücksichtigung
seines relativen Wachstums

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Wolfgang Geiger

aus Au (St. Gallen) und Brugg



BASEL (Schweiz)

S. KARGER

NEW YORK

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der

Herren Professoren Portmann und Geigy

Basel, den 23. Juni 1953

Prof. Dr. H. Huber
Dekan

Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel

QUANTITATIVE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS GEHIRN DER KNOCHENFISCHE, MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG SEINES RELATIVEN WACHSTUMS

Von WOLFGANG GEIGER

1. TEIL¹

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	122
A. Problemstellung	122
B. Untersuchungs- und Auswertungsmethoden	123
1. Einführung in die funktionelle Gliederung des Gehirns der Knochen- fische	123
2. Beschreibung der angewendeten Methoden	127
3. Statistische Bearbeitung des Zahlenmaterials	128
C. Material	129
D. Signaturen und Abkürzungen	134
II. Das Wachstum des Gehirns als Funktion des Körperwachstums	135
A. Das relative Wachstum des Totalhirns	135
1. Einleitung	135
2. Ergebnisse	137
a) Zwei Sonderfälle: <i>Perca fluviatilis</i> und <i>Ameiurus nebulosus</i>	138
b) Die Wachstumskonstanten der einzelnen Arten	141
c) Das Verhältnis von α und b	144
B. Der Relationsexponent von <i>Dubois</i> und die Analyse des relativen Hirnwachstums der Knochenfische	148
1. Konstanz oder Inkonstanz des Relationsexponenten von <i>Dubois</i>	148
2. Die Cephalisierungssprünge von <i>Brummelkamp</i>	151
3. Das Totalhirn als Kriterium der Ranghöhe	153
C. Das relative Wachstum der einzelnen Hirnteile	155
1. Einleitung	155
2. Ergebnisse	155

¹ Ein ausführliches Literaturverzeichnis befindet sich am Schluß des 2. Teiles, der im nächsten Band folgen wird.

I. EINLEITUNG

A. Problemstellung

Der Ausbildungsgrad des Gehirns (Cerebralisation) gilt allgemein als ein brauchbares Maß zur Bestimmung der Entwicklungshöhe einer Tierart oder einer systematischen Tiergruppe.

Anhand von quantitativen Untersuchungen über die Ausbildung des Gehirns bei Knochenfischen soll versucht werden, einen Beitrag zur Lösung des Cerebralisationsproblems bei den Wirbeltieren zu leisten.

Diese Untersuchungen wurden im Anschluß an die Arbeiten von *Portmann* [1942, 1946, 1947] und *Wirz* [1950] über die Cerebralisation der Vögel und der Säugetiere unternommen. Sie sollen abklären, wieweit die von diesen Autoren bei Warmblütern gefundenen Resultate auch bei den Knochenfischen Gültigkeit besitzen, und in welcher Weise der von *Portmann* vorgezeichnete Weg (siehe *Portmann* [1946] und *Wirz* [1950]) den andersartigen Verhältnissen bei Kaltblütern angepaßt und entsprechend modifiziert werden muß.

Zwischen Warmblütern und Fischen bestehen vor allem zwei Unterschiede, die es nicht erlauben, bei der Untersuchung von Fischen in gleicher Weise vorzugehen wie bei Vögeln und Säugern.

Erstens handelt es sich bei den Homoiothermen um Formen, die nach der Geschlechtsreife einen Adultzustand erreichen, in dem sowohl Gehirn als Körper ihre Größe nicht mehr wesentlich verändern. Ihr gegenseitiges Größenverhältnis bleibt also konstant. Demgegenüber liegen bei den Fischen völlig andere Wachstumsverhältnisse vor. Sowohl ihr Körper- als auch ihr Hirnwachstum erfährt nach abgeschlossener Juvenilphase keinen Stillstand, sondern setzt sich stetig fort. Weil das Gehirn langsamer zunimmt als der Gesamtkörper, verändert sich das Verhältnis zwischen Hirnmasse und Körpermasse dabei dauernd. Das Gehirn nimmt also, in Bezug auf den Körper, während der Postjuvenilphase ab. (Postjuvenilphase entsprechend dem Adultzustand der Warmblüter.)

Ein großer Teil der folgenden Darlegungen muß aus diesem Grund dem relativen Wachstum des Gehirns gewidmet werden. Erst nach Abklärung der Wachstumsverhältnisse des Gehirns und seiner Teile kann an die eigentliche Aufgabe, an die Interpretation der bei den Knochenfischen so besonders mannigfaltigen Ausbildungsformen, herangegangen werden.

Der zweite Unterschied zwischen den Vögeln und Säugern einerseits und den Fischen andererseits ist hirnanatomischer Natur. Während die höheren Wirbeltiere in ihrem Vorderhirn ein leicht lokalisierbares und quantitativ bestimmbares übergeordnetes Zentrum besitzen, dessen relative Massenentwicklung ein Maß für die Entwicklungshöhe einer Tierform darstellt, konnte bei den Fischen ein höchster Integrationsort bisher noch nicht lokalisiert werden. Als Bezugsgröße für den erwähnten Integrationsort höchster Ordnung, sowie für die andern Integrationsorte (Riechhirn, resp. Hemisphären, Corpora bigemina und Cerebellum) dient *Portmann* und *Wirz* der sogenannte Stammrest, der Elementarapparat des Gehirns, der die ver-



schiedenen vegetativen Zentren enthält und deshalb dem Integrationsapparat gegenübergestellt werden kann. Einen solchen, dem Stammrest der Vögel und Säuger funktionell entsprechenden und isolierbaren Hirnteil, gibt es bei den Fischen ebenfalls nicht, wie später noch ausführlicher dargelegt werden soll.

* * *

Diese Arbeit ist in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel unter der Leitung von Herrn Professor Dr. A. Portmann entstanden. Ich möchte meinem verehrten Lehrer für seine Anregungen und sein diesen Untersuchungen entgegengebrachtes Interesse herzlich danken.

Was die Mithilfe bei der Beschaffung des Untersuchungsmaterials betrifft, bin ich Herrn Professor Dr. H. Hediger für die Überlassung wertvoller Tiere aus dem Aquarium des Zoologischen Gartens Basel zu großem Dank verpflichtet. Ferner danke ich herzlich Herrn Direktor Dr. J. Furnestin vom Institut des Pêches maritimes du Maroc in Casablanca. Er hat mir anlässlich meines Aufenthaltes an seinem Institut Gelegenheit gegeben, marine Arten zu sammeln und zu verarbeiten. Herrn Dr. L. Hoffmann verdanke ich das aus der Camargue stammende Material. Bei all dem herzlich aber möchte ich den beiden Fischermeistern, Herrn Adolf Pilloud und Herrn Jakob Martin in Ligerz für ihr der wissenschaftlichen Forschung entgegengebrachtes Verständnis meinen Dank aussprechen. Durch ihre Mitarbeit konnte die Bielsee der überwiegende Teil des Untersuchungsmaterials gefangen werden.

B. Untersuchungs- und Auswertungsmethoden

1. Einführung in die funktionelle Gliederung des Gehirns der Knochenfische

Es gibt im Gehirn der Knochenfische keinen Hirnteil, dessen Funktionen zur Zeit als vollständig abgeklärt betrachtet werden könnte. Immerhin gestatten die Ergebnisse der physiologischen Lokalisationsversuche durch Reizung oder Ausschaltung bestimmter Hirnteile und die Befunde der histologischen Untersuchungen über den Faserverlauf und damit das intracerebrale Schalt- und Leitungssystem eine grobe Zuordnung der folgenden drei Integrationsorte:

Vorderhirn – Riechfunktion,
Dach des Mittelhirns – optische Funktion,
Cerebellum – Motilität.

Zusammenstellungen der älteren Literatur über Lokalisationsversuche am Fischgehirn finden sich in Ten Cate [1935], Wunder [1936] und Buddenbrock [1937], während Kappers [1929 und 1947] eine umfassende Übersicht über die Ergebnisse der histologischen Bearbeitung des Fischgehirns vermittelt.

a) Telencephalon

Die Interpretation des Telencephalon als ausschließliches Riechhirn ist umstritten. Die nach Vorderhirnexstirpationen beobachteten Ausfallserscheinungen im Allgemein- wie im Sozial- und Brutverhalten (Kumakura [1928], Janzen [1932/33], Hosch [1936], Wiebalck [1937], Noble [1938]) deuten darauf hin, daß im Vorderhirn neben der Riechfunktion noch andere «höhere» Funktionen lokalisiert sein könnten.

Andererseits lassen aber die Versuche von *Berwein* [1941], die auf Grund der Arbeiten von *Von Frisch* [1941, 1942] und *Göz* [1942] über Art- und Individualgeruch und Schreckstoffe gemacht wurden, die Vermutung zu, daß für die beobachteten Veränderungen im Sozialverhalten lediglich der Ausfall von Geruchsreizen verantwortlich ist. Auch die Befunde von *Meador* [1939a] und *Karamaian* [1949] lassen das Vorhandensein höherer Funktionen des Vorderhirns bezweifeln. Eine Deutung des Knochenfischvorderhirns als übergeordnetes Zentrum im Sinne der Großhirnrinde bei höhern Wirbeltieren ist völlig ausgeschlossen, da optische und Geschmacksdressuren nach erfolgter Abtrennung des Vorderhirns bestehen bleiben und lediglich Geruchsdressuren verloren gehen.

Die olfaktorischen Impulse gelangen durch die Fila olfactoria in die Bulbi olfactorii, die primären Riechzentren, von wo aus sie über die Fasern der Tractus olfactorii in die Lobi olfactorii geleitet werden (Abb. 1). Afferent sind ebenfalls die Fasern des N. terminalis sowie diejenigen des Tractus pallii, welche sekundäre Geschmackszentren im Hypothalamus mit olfaktorischen Zentren verbinden sollen. Absteigende Bahnen verbinden das Vorderhirn mit dem Zwischenhirn (vor allem mit Hypothalamus und Habenula) sowie mit dem Tectum opticum (*Meador* [1939b]).

Eine kritische Betrachtung dieser physiologischen und anatomischen Untersuchungsergebnisse erlaubt es, die Masse des gesamten Vorderhirns, mit nur geringen Vorbehalten, als Maßstab für den Umfang der olfaktorischen Eindrücke, welche die entsprechende Fischart zu verarbeiten vermag, zu verwenden.

b) Tectum opticum

Ein weiterer Integrationsort, der ebenfalls leicht abgegrenzt werden kann, ist das Tectum opticum mit den Tori longitudinales und den Tori semicirculares (Abb. 1, 2, 3, 4). Seine Hauptaufgabe ist die Aufnahme und Verwertung der optischen Impulse. Auch das Tectum opticum besitzt nicht nur eine Funktion. Es ist ein Korrelationszentrum für optische und statische sowie sensorische Impulse aus Haut und Muskulatur, welches eng mit dem Cerebellum verbunden ist, was auch die physiologischen Befunde bestätigen. Es sei auch auf seine Verbindungen mit dem Vorderhirn und dem Rindenknoten, dem sekundären Geschmackskern von *Herrick*, hingewiesen. Das Tectum opticum hat ebenfalls motorische Bedeutung (*Chauchard* [1927]). Seine elektrische Reizung provoziert Augenbewegungen und direkte Aktivierung der die Steuer- und Lokomotionsorgane bedienenden Muskulatur (*Akert* [1947]).

c) Cerebellum

Der dritte quantitativ erfaßbare Hirnteil ist das Cerebellum (Abb. 1, 2, 3, 4). Es besteht aus einem frei hervorragenden Teil, dem Corpus cerebelli, und der Valvula cerebelli, welche sich in den 3. Ventrikel hinein erstreckt und je nach ihrer Größe die beiden Kalotten des Mittelhirndaches mehr oder weniger auseinander treibt. Das Kleinhirn wird für die Motilität, für die Koordinierung der Bewegungen der Körpermuskulatur und die Aufrechterhaltung des Muskeltonus verantwortlich gemacht. Charakteristisch für diesen Hirnteil sind die Tatsachen, daß es erstens zwar afferente und efferente Bahnen, aber keine primären Sinneszentren aufweist. Zweitens besitzen alle Reflexe, die es durchlaufen, noch einen andern Reflexweg, so daß die durch Ektomie des Cerebellum verursachten Ausfälle nach einer gewissen Zeit kompensiert werden. Drittens nimmt die Reaktion der Versuchstiere mit zuneh-

memdem Umfang der Läsionen des Kleinhirns an Stärke zu. Dieses kann deshalb nicht als Funktionszentrum betrachtet, sondern muß als *Apparat* zur Koordination der somatischen Muskulatur angesehen werden (Tuge [1934, 1935]).

d) Stammrest

Diesen 3 Integrationsorten steht ein restlicher Hirnabschnitt gegenüber, der, so wünschenswert es wäre, sich zur Zeit noch nicht weiter unterteilen läßt. Portmann [1942] führte für den homologen Abschnitt des Vogelhirns die Bezeichnung *Stammrest* ein. Er betrachtet ihn als Elementarapparat des Gehirns und verwendet ihn als intracerebrale Bezugsgröße der höheren Integrationsorte: der Hemisphären, der Corpora bigemina und des Cerebellums (siehe auch Sutter [1943]). In analoger Weise wurde der Begriff des Stammrests von Wirz [1950] ins Säugergehirn übernommen. In Anlehnung an die erwähnten Autoren wird in der vorliegenden Arbeit dieser Restteil, der aus dem Myelencephalon, den basalen Teilen des Mesencephalon und dem Diencephalon besteht, ebenfalls Stammrest genannt, obwohl der Knochenfischstammrest in seiner funktionellen Bedeutung von demjenigen der Vögel und der Säuger in wesentlichen Punkten abweicht und somit nicht im Sinn von Portmann verwendet werden kann.

Auch der Elementarapparat der Vögel und Säuger läßt sich nicht ganz vom Integrationsapparat trennen, da er nämlich die Fasern und Schaltstellen der Integrationsorte enthält. So enthält ebenfalls der Stammrest der Fische Fasern und

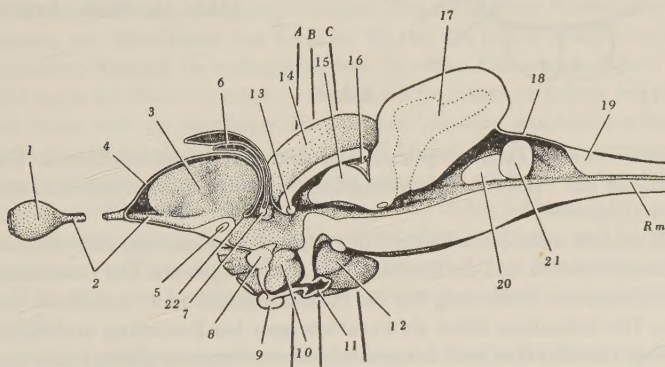


Abb. 1. Schematischer Medianschnitt durch das Gehirn von *Leuciscus rutilus* L.

Legende:

- | | | |
|--|---|---|
| 1 Bulbus olfactorius | 12 Lobus inferior d. | as Aquaeductus sylvii |
| 2 Tractus olfactorius | 13 Commissura caudalis | sl Sulcus limitans |
| 3 Lobus olfactorius | 14 Tectum opticum | slt Sulcus limitans tecti |
| 4 Epitheliale Deckplatte des Vorderhirns | 15 Valvula cerebelli | tl Torus longitudinalis |
| 5 Commissura rostralis | 16 Velum medullare anterius | ts Torus semicircularis |
| 6 Dorsale Anhänge des Diencephalon | 17 Corpus cerebelli | Vz Verwachsungszone von Valvula cerebelli und Mittelhirnbasis |
| 7 Commissura habenularum | 18 Epitheliale Deckplatte des 4. Ventrikels | Rm Rückenmark |
| 8 Chiasma opticum | 19 Commissura infima | |
| 9 Hypophyse | 20 Area acustica | |
| 10 Infundibulum | 21 Lobus impar | |
| 11 Saccus vasculosus | 22 Velum transversum | |

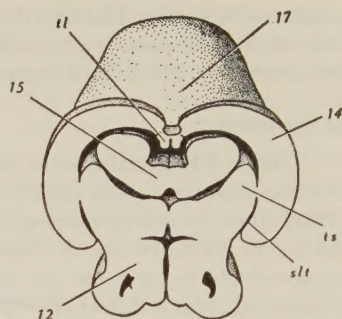
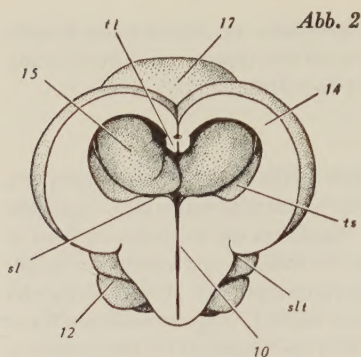


Abb. 3

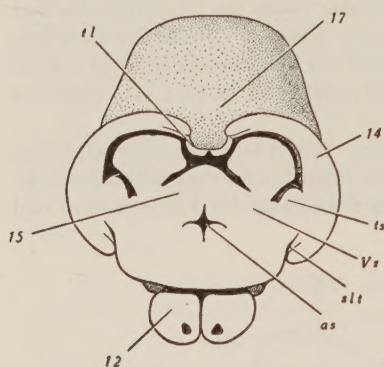


Abb. 4

Abb. 2-4. Schematische Querschnitte durch die Ebenen A-C (Abb. 1), Blick kaudalwärts.

Schaltstellen, die dem Tectum opticum und dem Cerebellum angehören. Was aber den Stammrest der Fische von demjenigen der Amnioten unterscheidet, sind zwei gewichtige Tatsachen:

1. Er enthält neben den Zentren der wirklich elementaren Lebensfunktionen die Geschmackszentren und die Zentren des Lateralissystems. Der Geschmackssinn ist von überragender Bedeutung für die Nahrungssuche und -aufnahme der Knochenfische. Die Seitenlinie dient als Ferntastorgan bei Beutefang und allgemeiner Orientierung. Ihre Zentren sind Integrationsorte mindestens gleich hoher Stufe wie Tectum opticum und Vorderhirn.

2. Die Befunde der Lokalisationsversuche von Hirnfunktionen haben gezeigt, daß die Fähigkeit zu Assoziationsleistungen nach der Ausschaltung von Vorderhirn, Tectum opticum oder Cerebellum nicht verloren geht. Diese Fähigkeit dürfte beim Fischgehirn am ehesten in der Basis des Zwischenhirns zu suchen sein. Entsprechende übergeordnete Zentren konnten aber auch hier noch nicht lokalisiert werden.

Es ist also der Stammrest der Fische erstens Sitz der Elementarfunktionen (Atmung, Chromatophorenregulation usw.), zweitens enthält er die Zentren zweier wichtiger Sinnesgebiete und drittens muß in ihm noch ein übergeordnetes Assoziationszentrum lokalisiert sein, so daß er als reiner Elementarapparat und damit als Bezugsgröße zur Bildung intracerebraler Indexwerte auf keinen Fall in Frage kommt.

2. Beschreibung der angewendeten Methoden

Die Tiere wurden zuerst total gewogen, dann ihre Leibeshöhle geöffnet, um Geschlecht und Reifegrad zu bestimmen. Bei sehr jungen Tieren war eine mikroskopische Untersuchung der Gonaden notwendig (Quetschpräparat).

Um eine Beeinflussung der Hirn-Körpergewichtsrelation durch die jahreszyklischen Veränderungen des Gonadengewichts zu vermeiden, beschränkte ich die Sammeltätigkeit nach Möglichkeit auf die Jahreszeiten, während welchen die Gonaden sich in der Ruhepause befinden (das Gonadengewicht der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten beträgt bei laichreifen Tieren 15–20 % des Gesamtkörpergewichts).

Wegen der weichen Konsistenz und der geringen Größe der Gehirne erwies sich, im Interesse einer möglichst genauen Trennung in die Hirnteile, eine Frischpräparation als ungünstig. Ich trennte deshalb den ganzen Kopf hinter den Operkeln vom Körper ab und fixierte ihn in Formol 8 % (5–10 Tage). Als Aufbewahrungsflüssigkeit diente Formol 4 %.

Die Weiterpräparation des freigelegten Gehirns erfolgte unter der Binokularlupe. Mit Uhrmacherpinzetten wurden zunächst die Hirnhäute entfernt, wobei auch die epitheliale Deckplatte des Vorderhirns, das Dach des 4. Ventrikels, der Saccus vasculosus und die dorsalen Anhänge des Zwischenhirns, alles gewichtsmäßig unbedeutende Teile, verloren gingen. Dann wurde die Hypophyse entfernt und die Stümpfe der Cranialnerven an ihren Austritts- resp. Eintrittsstellen abgeschnitten. Die Trennung des Gehirns vom Rückenmark erfolgte durch einen Schnitt unmittelbar kaudal vom Nucleus commissurae infimae. Die bei höheren Wirbeltieren übliche Grenzziehung am Eintrittsort der dorsalen Wurzel des ersten Spinalnerven erwies sich bei meinem Material als undurchführbar. In vielen Fällen konnte der 1. Spinalnerv nicht mehr lokalisiert werden, während die Commissura infima bei allen verwendeten Arten sich als deutliche, kaudal vom Calamus scriptorius gelegene Erhöhung abhebt. Auch mit der von Paulian und Matsui bei Fischen vorgenommenen Trennungsart (Durchschneiden der Medulla oblongata ventral vom kaudalen Ende des Corpus cerebelli) konnte ich mich nicht einverstanden erklären. Die Lage dieses Punktes wird durch Form und Größe des Cerebellum bestimmt und kann deshalb unabhängig von der Form der Medulla oblongata von Art zu Art variieren (beachte z. B. das Kleinhirn von *Ameiurus nebulosus* mit nach rostral umgeschlagenem Corpus cerebelli).

Das solchermaßen präparierte Gehirn konnte für die Bestimmung des Totalhirngewichts verwendet werden.

Die weitere Zerlegung des Gehirns in seine einzeln zu wägenden Integrationsorte ging folgendermaßen vor sich: Vorerst trennte ein Schnitt auf der Höhe des Sulcus intraencephalicus und des Velum transversum das *Telencephalon* als Ganzes ab. Je nach dessen Größe (Wägbarkeit) war noch eine weitere Unterteilung in *Bulbi olfactorii*, *Tractus olfactorii* – wenn vorhanden – und *Lobi olfactorii* möglich. Ein kaudal vom Habenularganglion geführter Schnitt löste die *Tecta optica* vom Zwischenhirn. Ihre Trennung von der Mittelhirnbasis erfolgte auf der Außenseite entlang dem Sulcus limitans tecti, im Innern ventral vom Torus semicircularis längs des Sulcus limitans. Die Fasciculi optici wurden proximal vom Chiasma durchschnitten. Mit der Valvula cerebelli sind die *Tecta optica* nur durch das epitheliale Velum medullare anterius verbunden. Als letzter Teil war das Klein-

hirn, bestehend aus Corpus und Valvula cerebelli, abzutrennen. Die Partes auriculares, vom Kleinhirnmateriel überwucherte Oblongatateile, wurden in schräg dorsoventraler Richtung von der Crista cerebellaris her diagonal durchschnitten, bis auf das Niveau des Sulcus limitans. Auf diese Weise wurden sie zur Hälfte dem Kleinhirn und zur Hälfte der Medulla oblongata zugesprochen, während die Crista cerebellaris, trotz ihres oberflächlich cerebellaren Materials, ganz zur Medulla oblongata geschlagen wurde. Bei verschiedenen Arten erforderte die vollständige Isolierung des Kleinhirns, wegen der Verwachsung der Valvula cerebelli mit dem Boden des 3. Ventrikels, der Mittelhirnbasis, einen letzten, horizontal geführten Schnitt.

Der übrigbleibende Hirnteil, bestehend aus dem Zwischenhirn, der Basis des Mittelhirns und der Medulla oblongata ist der «*Stammrest*».

Vor der Wägung wurden diese Hirnteile während mindestens 24 Stunden bei einer konstanten Temperatur von 110° C getrocknet. (Die Gewichtskonstanz war jeweils bereits nach 5 Stunden erreicht.) Sämtliche Gewichtswerte wurden auf einer Analysenwaage bestimmt (Oertling London, Mod. No. 52/FM, aperiodisch, viertellig), die es bei der vorliegenden Größenordnung erlaubte, Gewichts differenzen von 0,1 mg mit Zuverlässigkeit abzulesen.

Die Versuche, verlässliche Frischgewichtswerte als Vergleichszahlen zu den Trockengewichten zu erhalten (Bestimmung des Wassergehaltes), brachten keine Resultate von befriedigender Genauigkeit, so daß auf Frischgewichtsanalysen gänzlich verzichtet wurde. Das Hirngewicht (bzw. Hirnteilgewicht) wird also in der vorliegenden Arbeit stets in mg Trockengewicht, das Körpergewicht dagegen stets in gr Frischgewicht angegeben. Außerdem wurden die Gehirne, wie oben erwähnt, vor der Wägung in Formol fixiert, während der Körper lebendfrisch gewogen wurde. Da Formaldehyd eine in Wasser gelöste gasförmige Verbindung ist, die bei Zimmertemperatur entweicht, bildet sich beim Trocknen des Gehirns kein Rückstand des in den Ventrikeln und Interzellularräumen befindlichen Überschusses an Formol, der das Wägeresultat verfälschen könnte. Das an das Eiweiß gebundene Formaldehyd stellt einen sehr kleinen, unwägbaren Gewichtsanteil dar, welcher vernachlässigt werden kann. Wichtig ist vor allem, daß das Gesamtmateriel durch die ganzen Untersuchungen hindurch eine gleichartige Behandlung erfuhr.

3. Statistische Bearbeitung des Zahlenmaterials

Die Berechnung des Verlaufs der Wachstumskurven erfolgte nach der Methode der linearen Regression (Linder [1945]).

In der Gleichung der Regressionsgeraden

$$Y = \bar{y} + b(x - \bar{x})$$

entspricht der Regressionskoeffizient b der Allometrikonstanten.

Anhand der Verteilung von t wurden die Werte der Regressionskoeffizienten daraufhin geprüft, ob sie wesentlich oder nur zufällig von dem theoretischen Wert $b = 0$ (horizontaler Verlauf der Geraden) abweichen. Außerdem wurden die Geraden daraufhin geprüft, ob ihre Richtungen untereinander signifikant different seien oder nur unwesentlich voneinander abweichen. Als Sicherheitsschwellen wurden die Wahrscheinlichkeitswerte von $P = 5\%$ und 1% gewählt.

Zur Aufstellung von Mittelwerten (prozentuale Anteile der Hirnteile am Totalhirn) wurde das arithmetische Mittel (Durchschnitt) verwendet. Zur Prüfung wurde auch hier die t-Verteilung benützt.

Ein geeignetes Streuungsmaß wurde in der mittleren quadratischen Abweichung,

$$\sigma^2 = \frac{1}{N-1} \left(\sum x^2 - \bar{x} \sum x \right)$$

gefunden.

C. Material

1. Auswahl der Arten

Verschiedene Gesichtspunkte, die sich zwar nicht gegenseitig ausschlossen, aber doch in gewissen Fällen hindernd aufeinander einwirkten, bestimmten die Auswahl der zur Untersuchung herbeigezogenen Arten.

a) *Auswahl nach der Stellung in der Systematik.* – Bei einer Untersuchung, die das Prinzip eines Vorgangs abklären soll, muß man, um die allgemeine Gültigkeit dieses Prinzips für eine Gruppe des Tierreichs nachzuweisen, einen Querschnitt durch die Systematik dieser Gruppe legen, der möglichst viele Formen und besonders die extremen erfaßt. Die Hauptuntersuchungen müssen an einer zentralen Gruppe angestellt werden, doch ist eine Nachprüfung der Resultate auf den Umfang ihrer Gültigkeit bei entfernten Formen unerlässlich (vgl. Tabelle 1).

b) *Auswahl nach Wachstumstypen.* – Die Auslese der Arten sollte einen Vergleich groß- und kleinwüchsiger, rasch- und langsamwüchsiger Formen gestatten. Wachstumsvorgänge unterliegen in hohem Maße Einflüssen der Umwelt (Raum, Temperatur, Nahrungsverhältnisse usw.). Diese Milieuabhängigkeit bedingt, daß die zu vergleichenden Arten demselben Gewässer oder mindestens gleichartigen Gewässertypen entstammen. Im Gegensatz dazu steht die unter Punkt a genannte Forderung, welche bei der Beschränkung auf ein einziges Binnengewässer nicht erfüllt werden kann. Eine Übersicht über die Herkunft des Materials ist in Tabelle 4 gegeben.

c) *Ausbildungsform des Gehirns und Lebensweise.* – Es handelt sich in der vorliegenden Arbeit nicht nur um die Abklärung dynamischer Vorgänge, sondern auch um einen Versuch, die mannigfaltigen Ausbildungsformen des Gehirns in Zusammenhang mit der Lebensweise der entsprechenden Arten zu betrachten. Die Auswahl des Materials mußte deshalb auch noch die Möglichkeit bieten, typische Vertreter verschiedenster Lebensweisen auf ihr Gehirn hin untersuchen und vergleichen zu können.

d) Um eine möglichst gleichmäßige, dichte und ausgedehnte Besetzung der Wachstumskurven mit praktischen Werten zu erreichen, mußten Arten verwendet werden, die von den Berufsfischern häufig und in relativ großen Mengen gefangen werden.

Da jedem dieser Punkte ungefähr gleichviel Wichtigkeit beigemessen werden mußte, stellt die schließlich getroffene Auswahl eine Kompromißlösung mit allen den ihr eigenen Vor- und Nachteilen dar.

Tabelle 1: Die systematische Stellung der untersuchten Arten (nach Berg [1940]).

Überklasse – Gnathostomata

12. Klasse – Teleostomi

Unterklasse – Actinopterygii

55. Ordnung – Polypteriformes

142. Familie – Polypteridae

Calamoichthys calabaricus Smith
FlöBELaal

74. Ordnung – Clupeiformes (Isospondyli)

Unterordnung – Salmonoidei

205. Familie – Salmonidae

Unterfamilie – Salmonini

Salmo irideus Gibb.

Regenbogenforelle

Unterfamilie – Coregonini

Coregonus species

(*C. wartmanni* Bloch ?)

Blaufelchen

Unterordnung – Esocoidei

220. Familie – Esocidae

Esox lucius L.

Hecht

82. Ordnung – Cypriniformes (Ostariophysi, Plectospondyli)

Unterordnung – Cyprinoidei

272. Familie – Cyprinidae

Barbus fluviatilis Ag.

Barbe

Gobio Gobio L.

Gründling

Tinca vulgaris Cuv.

Schleie

Squalius cephalus Heck.

Alet, Aitel

Leuciscus rutilus L.

Rotauge, Plötze

Scardinius erythrophthalmus L.

Rotfeder

Blicca björkna L.

Blicke

Abramis brama L.

Brachsen

Unterordnung – Siluroidei

282. Familie – Siluridae

Silurus glanis L.

Wels

Tabelle 1 (Fortsetzung).

285. Familie – Ameiuridae
Ameiurus nebulosus Les.
 Zwergwels
83. Ordnung – Anguilliformes (Apodes)
 308. Familie – Anguillidae
Anguilla vulgaris Flem.
 Flußaal
87. Ordnung – Gadiformes (Anacanthini ex p.)
 342. Familie – Gadidae
Lota vulgaris Cuv.
 Trüsche, Quappe
Merluccius merluccius L.
 Seehecht
102. Ordnung – Perciformes (Acanthopterygii)
 409. Familie – Centrarchidae
Eupomotis gibbosus L.
 Sonnenbarsch
413. Familie – Percidae
Perca fluviatilis L.
 Flußbarsch
110. Ordnung – Tetrodontiformes (Plectognathi)
 581. Familie – Balistidae
Balistes caprisкус L.
 Drückerfisch
112. Ordnung – Batrachoidiformes (Haplodoci)
 587. Familie – Batrachoididae
Batrachus didactylus Bl.
 Froschfisch
113. Ordnung – Lophiiformes (Pediculati)
 588. Familie – Lophiidae
Lophius piscatorius L.
 Angler

2. Die Bestimmung der maximal erreichbaren Körpergewichte der Arten

Die Literaturangaben über die höchsten Gewichte, welche die einzelnen Arten im Laufe ihrer Postjuvenilentwicklung zu erreichen vermögen, liegen, je nach den Autoren und der geographischen Herkunft ihres Untersuchungsmaterials, so weit auseinander, daß es äußerst schwierig war, auch nur angenäherte Höchstgewichtswerte festzusetzen. Ich machte deshalb im Jahre 1949 unter 250 Berufsfischern des schweizerischen Einzugsgebiets von Aare und Rhein eine Umfrage, welche 92 zuverlässig erscheinende Angaben über die sowohl von den Fischern selber, als auch nach der Überlieferung gefangenen schwersten Tiere zeitigte. Die Ergebnisse der Umfrage sind in Tabelle 2 zusammengestellt.

Tabelle 2. Resultate aus der Umfrage bei den Berufsfischern.

Art	a	b	Gewässer	c	Gewässer
Leuciscus rutilus	640 gr	1 800 gr	Brienzersee	1 500 gr	Neuchâtel
Squalius cephalus.	2 727 gr	6 000 gr	Neuchâtel	5 500 gr	Neuchâtel
Abramis brama	3 594 gr	8 000 gr	Bodensee	8 500 gr	Bodensee
Blicca björkna	Angaben unzuverlässig, da von vielen Fischern nicht als besondere Species, sondern als junge Abramis brama betrachtet.				
Barbus fluviatilis	3 209 gr	9 250 gr	Bodensee	10 000 gr	Neuchâtel
Perca fluviatilis	1 812 gr	3 500 gr	Neuchâtel	2 500 gr	Neuchâtel
Esox lucius	14 670 gr	22 000 gr	Bodensee	26 000 gr	Sempachersee

Kolonne a: Durchschnitt aus allen Angaben der Fischer über selber gefangene schwerste Individuen.
Kolonne b: Schwerstes, aus der Umfrage hervorgegangenes, vom Fischer selber gefangenes Individuum.
Kolonne c: Schwerstes, aus der Umfrage hervorgegangenes, nach Überlieferung gefangenes Individuum.

Auf Grund dieser Mittel- und Höchstwerte sowie der Literaturangaben, die vor allem den Werken von *Fatio, Hofer, Smolian, Steinmann* und *Walter* entnommen sind, konnten Zahlen aufgestellt werden, welche ungefähr den Körpergewichten entsprechen mögen, welche die einzelnen Arten *in den Gewässern, aus denen das Untersuchungsmaterial der vorliegenden Arbeit entstammt*, zu erreichen imstande sind (Tabelle 3). Auf solche Weise gewonnene Zahlen können aber keinesfalls als Grundlage von Berechnungen dienen.

Tabelle 3. Auf Grund von Literaturangaben und Auskünften von Berufsfischern approximativ festgelegte Maximalkörpergewichte.

Coregonus spec.	1 000 gr	Gobio gobio	35 gr
Ameiurus nebulosus	2 000 gr	Blicca björkna	625 gr
Perca fluviatilis	3 500 gr	Scardinius erythrophth. . .	750 gr
Anguilla vulgaris	6 000 gr	Leuciscus rutilus.	1000 gr
Esox lucius	25 000 gr	Abramis brama	6000 gr
		Squalius cephalus	6000 gr
		Barbus fluviatilis	9000 gr

3. Die Herkunft des Untersuchungsmaterials

Wie aus Tabelle 4 hervorgeht, stammt das meiste Material aus dem Bielersee. Bei den Hechten aus den Kanälen der Camargue und den Flußbarschen aus dem Sempachersee handelt es sich durchwegs um juvenile Exemplare, wie auch bei den aus Aquarienaufzucht stammenden Barben. Die 5 Calamoichthys erhielt ich aus dem Aquarium des Zoologischen Gartens Basel, ebenso zwei der vier Balistes. Die andern zwei wurden mir vom Aquarium der Zoologischen Station in Neapel überlassen. Die übrigen Meerfische stammen alle von der Küste französisch Marokkos.

Tabelle 4. Herkunft des Untersuchungsmaterials und Individuenzahl.

Art	Herkunft	Anzahl	Total
<i>Calamoichthys calabar.</i>	Aquarien	5	5
<i>Salmo irideus</i>	Zuchtanstalten	6	6
<i>Coregonus</i> sp.	Bielersee	59	59
<i>Esox lucius</i>	Bielersee	18	
	Gerzensee	4	
	Camargue	11	33
<i>Barbus fluviatilis</i>	Bielersee	11	
	Rhein/Basel	14	
	Aquarien	4	29
<i>Gobio gobio</i>	Bielersee	55	55
<i>Tinca vulgaris</i>	Bielersee	5	5
<i>Squalius cephalus</i>	Bielersee	13	
	Rhein/Basel	4	
	Lago Maggiore	1	18
<i>Leuciscus rutilus</i>	Bielersee	119	119
<i>Scardinius erythrophth.</i>	Bielersee	30	30
<i>Blicca björkna</i>	Bielersee	59	59
<i>Abramis brama</i>	Bielersee	69	69
<i>Silurus glanis</i>	Bielersee	2	2
<i>Ameiurus nebulosus</i>	Camargue	75	75
<i>Anguilla vulgaris</i>	Camargue	32	
	Rhein/Basel	3	35
<i>Lota vulgaris</i>	Bielersee	4	4
<i>Merluccius merluccius</i>	Agadir	7	7
<i>Eupomotis gibbosus</i>	Camargue	6	6
<i>Perca fluviatilis</i>	Bielersee	176	
	Sempachersee	19	195
<i>Balistes capriscus</i>	Aquarien	4	4
<i>Batrachus didactylus</i>	Agadir	12	12
<i>Lophius piscatorius</i>	Agadir	30	30

5. Die gewichtsmäßige Verteilung des Materials

Tabelle 5 gibt Auskunft über die niedrigsten und höchsten Körpergewichte der untersuchten Individuen und damit zugleich über die Gültigkeitsbereiche der Regressionsgeraden des relativen Totalhirn- und Hirnteilwachstums, angegeben in Gramm Körpergewicht.

Tabelle 5

	Gültigkeitsbereich der Regressions- geraden des Totalhirns	N	Gültigkeitsbereich der Regressions- geraden von Telencephalon Tectum opticum Cerebellum Stammrest	N	Gültigkeitsbereich der Regressions- geraden von Bulbi olf. Tractus olf. Lobi olf.	N
Coregonus sp.	145 - 860	59	190 - 460	36	190 - 460	36
Esox lucius	6,5 -11 500	33	6,5 - 9 000	26	6,5-9000	19
Barbus fluviatilis. . . .	1 - 2 450	29	3 - 2 450	17	35 -2450	15
Gobio gobio	3,35- 25	55	3,35- 23,8	48	-	-
Squalius cephalus . . .	5 - 2 500	18	35 - 2 500	15	205 -2500	8
Leuciscus rutilus . . .	5 - 550	119	5 - 550	50	33 - 550	29
Scardinius erythrophth. .	84 - 350	30	84 - 350	30	84 - 350	30
Blicca björkna	8 - 380	59	8 - 380	48	65 - 380	20
Abramis brama	5 - 2 000	69	60 - 2 000	29	60 -2000	23
Ameiurus nebulosus 1 . .	1,7 - 98	36	32 - 98	35	32 - 98	35
Ameiurus nebulosus 2 . .	100 - 415	39	100 - 415	39	100 - 415	39
Anguilla vulgaris	5 - 1 370	35	38 - 1 370	34	38 -1370	31
Perca fluviatilis 1 . . .	1,2 - 65	90	1,2 - 50	48	1,9- 50	34
Perca fluviatilis 2 . . .	68 - 1 500	105	68 - 1 000	52	68 - 515	37
Batrachus didactylus . .	15 - 1 950	12	15 - 1 950	12	-	-
Lophius piscatorius. . .	35 -11 000	28	35 -11 000	28	-	-

Gültigkeitsbereiche in Gramm Körpergewicht. - N = Anzahl Einzelgewichte.

D. Signaturen und Abkürzungen

—————	T. h.	=	Totalhirn
-----	Tel.	=	Telencephalon
-----	Tel. 1 oder 1	=	Bulbi olfactorii
-----	Tel. 2 oder 2	=	Tractus olfactorii
-----	Tel. 3 oder 3	=	Lobi olfactorii
.....	T. o.	=	Tectum opticum
-----	Cer.	=	Cerebellum
-----	Str.	=	Stammrest
e	= Hirngewicht	mg	= Milligramm
s	= Körpergewicht	gr	= Gramm
δ	= Streuung	N	= Anzahl Einzelwerte
a	= Allometrie konstante		
b	= Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der Ordinate, wenn $x = 1$.		
	(Auf den graphischen Darstellungen mit einem Punkt auf der Ordinate eingetragen.)		
Ab	= Abramis brama	Av	= Anguilla vulgaris
An	= Ameiurus nebulosus	B	= Balistes capriscus

Bb =	Blicca björkna	Mg =	Eupomotis gibbosus
Bd =	Batrachus didactylus	Mm =	Merluccius merluccius
Bf =	Barbus fluviatilis	P =	Petromyzon fluviatilis
C =	Calamoichthys calabaricus	Pf =	Perca fluviatilis
Cw =	Coregonus species	Sc =	Squalius cephalus
El =	Esox lucius	Se =	Scardinius erythrophthalmus
Gg =	Gobio gobio	Sg =	Silurus glanis
Lp =	Lophius piscatorius	Si =	Salmo irideus
Lr =	Leuciscus rutilus	Tv =	Tinca vulgaris
Lv =	Lota vulgaris		

An 1 resp. An 2 = erster resp. zweiter Abschnitt einer gebrochenen Kurve.

Zusätzliche und in speziellen Fällen anders lautende Abkürzungen sind in den Legenden der betreffenden Abbildungen und Tabellen jeweils besonders aufgeführt.

II. DAS WACHSTUM DES GEHIRNS ALS FUNKTION DES KÖRPERWACHSTUMS

A. Das relative Wachstum des Totalhirns

1. Einleitung

Es zeigt sich bereits bei oberflächlicher Betrachtung der abgedeckten Schädel zweier verschieden großer, adulter Individuen derselben Fischart, daß zwar das Gehirn des leichteren Tieres absolut zugenommen haben muß, daß aber das leichtere Exemplar ein relativ größeres Gehirn als das schwerere aufweist. Bei zunehmender Körpergröße nimmt also das Gehirn in seiner relativen Größe ab, wie das auch bei den höheren Wirbeltieren der Fall ist. Nur tritt dort zu einem gewissen Zeitpunkt praktisch ein Stillstand des Körper- und des Hirnwachstums ein. Abb. 5 zeigt die auf photographischem Wege auf gleiche Größe gebrachten, geöffneten Köpfe dreier verschieden schwerer Hechte. Den Körpergewichten von 7 gr, 1100 gr und 11500 gr stehen die Trockengewichte der Gehirne von 5,4 mg, 51,3 mg und 143,3 mg gegenüber.

Das Wachstum des Fischgehirns war schon Gegenstand verschiedenlicher Untersuchungen. Sämtliche Arbeiten – die vorliegende inbegriffen – befassen sich mit dem *relativen* Wachstum des Gehirns.

Kellicott [1908] wog die Gehirne einer Reihe verschieden schwerer Exemplare von *Mustelus canis* Mitch. Er stellte fest, daß das Hirngewicht im Verhältnis zum Körpergewicht am Anfang rasch und später immer langsamer zunehme. Er unterließ es jedoch, die fortschreitende Änderung des relativen Hirngewichts auf ihre Gesetzmäßigkeit hin zu untersuchen und mathematisch zu formulieren. Anhand des

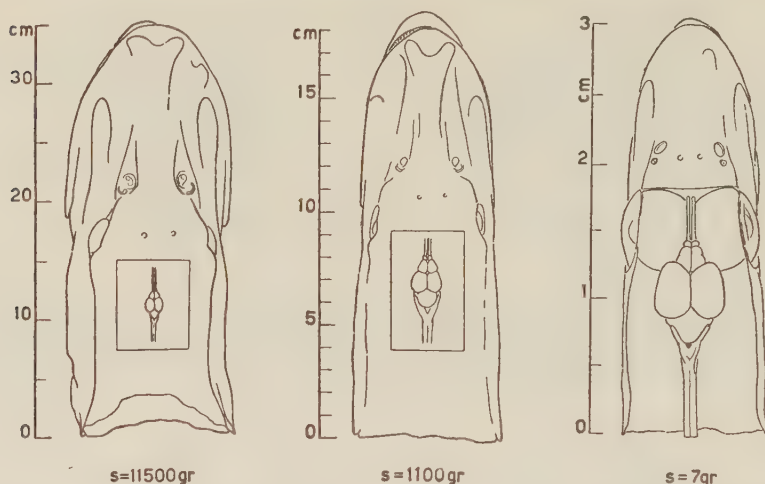


Abb. 5. *Esox lucius*. Die Größe des Gehirns im Verhältnis zur Größe des Kopfs von drei verschiedenen schweren Individuen.

umfangreichen Zahlenmaterials von Kellicott läßt sich ersehen, daß das Gehirn von *Mustelus canis* nach dem Gesetz der einfachen Allometrie (Huxley und Teissier [1936]) wächst, welches durch die Formel

$$y = bx^a \text{ oder } \log y = \log b + a \log x$$

ausgedrückt wird, wobei y der Größe des Organs bei der Größe x des Gesamtorganismus gleichkommt. Die Konstante b stellt den Wert von y dar, wenn $x = 1$ ist. a ist die Allometrikonstante und wird durch das Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten von Organ und Gesamtorganismus bestimmt. Solange das Wachstumsverhältnis sich nicht ändert, ergibt das Auftragen der logarithmischen Werte von x und y , den Körpergewichts- und Hirngewichtszahlen, eine Gerade.

Hatai [1918] untersuchte bei *Neomaenis griseus* die Abhängigkeit des Hirngewichts von der Länge des Körpers und fand, wie Matsui [1942] bei *Neothynnus macropterus* und *Katsuwonus vagans*, eine lineare Beziehung der Form

$$y = ax + b$$

Sasaki [1926] befaßte sich mit der Beziehung zwischen Hirngewicht einerseits und Körperlänge und Körpergewicht andererseits bei *Carassius auratus*. Er modifizierte die von Donaldson [1902] für die gleiche Beziehung bei *Rana* aufgestellte Beziehung

$$\text{Hirngewicht} = \log \text{Körpergewicht} \cdot \sqrt[4]{\text{Körperlänge}} \cdot k$$

zu

$$\text{Hirngewicht} = \log \text{Körperlänge} \cdot \sqrt{\text{Körpergewicht}} \cdot k$$

k ist eine Konstante und beträgt für *Carassius auratus* = 17,1.

Von *Paulian* [1933] wurde das Wachstum der Hirnlänge in Bezug auf die Körperlänge untersucht. Wie die Beziehung Hirngewicht: Körpergewicht, unterliegt auch die Beziehung Hirnlänge: Körperlänge dem Gesetz der einfachen Allometrie;

also $\log \text{Hirngewicht} = \log b + a \cdot \log \text{Körpergewicht}$

und $\log \text{Hirnlänge} = \log b + a \cdot \log \text{Körperlänge}$.

Paulian hat 18 marine Teleostierarten aus 14 Gattungen und 9 Familien bearbeitet. Der Wert von a variiert zwischen 0,50 und 0,77. Anhand des Materials von *Sasaki* berechnete *Paulian* für *Carassius auratus* ein a von 0,50.

2. Ergebnisse

Die Durchführung von Hirnwachstumsanalysen bei 12 Süßwasserteleostiern und 2 marinen Arten bestätigte die Annahme, daß auch in diesen Fällen das auf das Körpergewicht bezogene Hirngewicht in seinem Wachstum dem verbreitetsten Gesetze relativen Organwachstums, dem Gesetz der einfachen Allometrie, folge.

Auf das zeitliche Hirnwachstum wird auch in der vorliegenden Arbeit nicht eingegangen. Die Resultate der an Schuppen vorgenommenen Altersbestimmungen sind zu unzuverlässig, um als Grundlage von Wachstumsberechnungen zu dienen. Altersbestimmungen anhand von Otolithenschliffen wurden nicht gemacht.

Wie schon *Kellicot* bei *Mustelus canis* und *Matsui* bei *Neothynnus macropterus* und *Katsuwonos vagans* zeigten, ist das relative Hirnwachstum der beiden Geschlechter nicht wesentlich voneinander verschieden (Abb. 6).

Die einzelnen Arten jedoch weisen zum Teil beträchtliche Unterschiede in der Wachstumsintensität ihrer Gehirne auf. In Tabelle 6 findet sich eine Zusammenstellung der Allometriekonstanten der Wachstumskurven der untersuchten Arten ($a = 0$ bedeutet

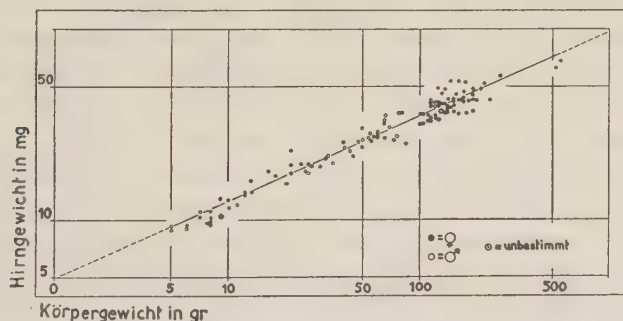


Abb. 6. *Leuciscus rutilus*, Wachstum des Gehirns der beiden Geschlechter.

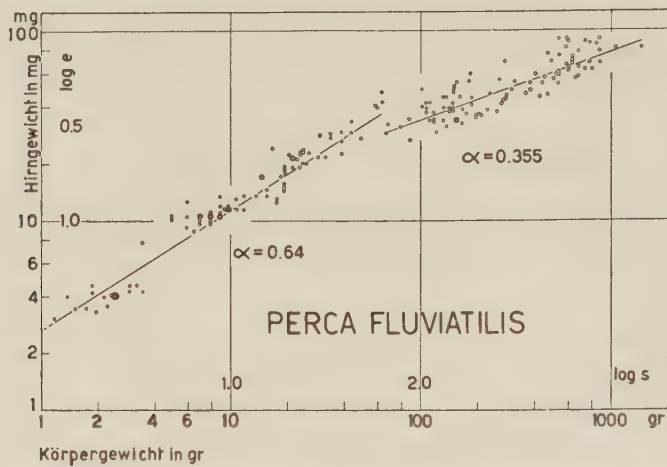


Abb. 7. Relatives Hirnwachstum von *Perca fluviatilis*. Logarithmische Darstellung.

horizontalen Verlauf der Regressionsgeraden, d.h. Stillstand des Wachstums, während $\alpha = 1$ einem Neigungswinkel der Geraden von 45° entspricht, was isometrisches Wachstum bedeutet, d.h. Organ und Gesamtorganismus wachsen gleich rasch).

a) Zwei Sonderfälle: *Perca fluviatilis* und *Ameiurus nebulosus*

Während bei allen andern bearbeiteten Arten das Wachstumsverhältnis (Allometriekonstante) von Gehirn und Gesamtorganismus innerhalb des jeweils untersuchten Gewichtsbereichs konstant bleibt (vgl. Abb. 6), ändert es sich bei *Perca fluviatilis* und *Ameiurus nebulosus* im Verlaufe ihrer Entwicklung. Die logarithmierten Wachstumskurven bestehen aus je 2 Teilgeraden mit verschiedenen Neigungswinkeln (Abb. 7 und 8). Bei *Perca* ändert sich das Wachstumsverhältnis bei einem Körpergewicht von ungefähr 70 gr, bei *Ameiurus* bei einem solchen von ca. 100 gr. In beiden Fällen, den einzigen, welche zur Zeit bei Fischen bekannt sind, wächst das Gehirn in der zweiten Phase relativ langsamer als in der ersten.

Im ersten Abschnitt der Kurve von *Perca* (Pf 1 in Tabelle 6) wächst das Hirngewicht mit der 0,64-Potenz des Körpergewichts, im zweiten (Pf 2) nur noch mit der 0,355-Potenz. Bei *Ameiurus* besitzt der erste Abschnitt (An 1 in Tabelle 6) eine Allometriekonstante von 0,49, im zweiten (An 2) nur eine solche von 0,039, was praktisch einem Stillstand des Hirnwachstums gleichkommt. Ob es sich dabei um einen wirklichen Stillstand handelt, müßte noch durch

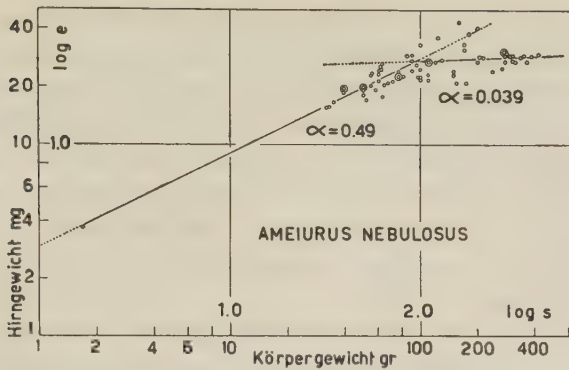


Abb. 8. Relatives Hirnwachstum von *Ameiurus nebulosus*. Logarithmische Darstellung.

ein zahlreicheres Material belegt werden. Die Unterschiede der beiden Allometriekonstanten sind sowohl beim Barsch als auch beim Zwergwels statistisch gesichert.

Über das Zustandekommen der Änderung des Wachstumsverhältnisses kann hier nichts Bestimmtes ausgesagt werden. Da exakte Altersangaben noch fehlen, und deshalb eine Bestimmung des zeitlichen Körper- resp. Hirnwachstums nicht möglich ist, wissen wir nicht, ob der Verringerung der relativen Wachstumsintensität des Gehirns eine Verlangsamung des zeitlichen Hirnwachstums bei gleichbleibendem Körperwachstum, oder eine Beschleunigung des Körperwachstums bei gleichbleibendem zeitlichen Hirnwachstum zugrunde liegt. Auf Grund von unverbindlichen Altersbestimmungen mittels Schuppen darf vermutet werden, daß bei *Perca* nach den ersten Lebensjahren eine plötzliche Intensivierung des Körperwachstums auftritt, welche bewirkt, daß das an sich mit gleicher Geschwindigkeit weiter wachsende Gehirn, bezogen auf das Körpergewicht, nun relativ langsamer wächst als vorher. Bekanntlich ist der Flußbarsch in der Jugend ein sogenannter Friedfisch, der sich von Crustaceen usw. ernährt, um erst nach etwa 2 Jahren auf Fischraub auszugehen. Diese Nahrungsumstellung, die ja auf einer artkonstanten, erblichen Anlage beruhen muß, kann durchaus eine Steigerung des Körperwachstums nach sich ziehen. Ob das zutrifft, und ob das Gehirn von dieser absoluten Wachstumsänderung gar nicht oder dann in schwächerem Maße betroffen wird, können nur genaue Altersbestimmungen abklären. Solche wurden uns freundlicherweise aus einer noch unveröffentlichten Arbeit von

Le Cren über das zeitliche Körpergewichts- und Körperlängenwachstum bei *Perca fluviatilis* zur Verfügung gestellt. Das Material stammt aus englischen Binnenseen. Zur Altersbestimmung der Tiere diente der Operkularknochen. Die Körperwachstumskurve weist wirklich einen Knick auf, der in jedem Falle zwischen dem 2. und 8. Lebensjahr, meistens aber um das 5. oder 6. auftreten soll. Nach diesem Knick nimmt das Körpergewicht bedeutend rascher zu als im ersten Kurvenabschnitt. Dieselbe Erscheinung soll auch noch bei *Anguilla vulgaris* auftreten.

Eine andere Ursache der Änderung des Wachstumsverhältnisses könnte der Eintritt der Geschlechtsreife sein. Er fällt mit dem Knick der Kurve zeitlich und körpergewichtsmäßig ungefähr zusammen. Im vorliegenden Percamaterial finden sich juvenile Tiere (Männchen und Weibchen) bis zu einem Gewicht von 170 gr. Von 20 gr an treten die ersten reifen Männchen und von 100 gr die ersten reifen Weibchen auf. (Ein vereinzelt reifes Weibchen, das nur 20 gr schwer war, darf als Ausnahme betrachtet werden.) Nach *Smolian* [1920] tritt die Geschlechtsreife bei *Perca fluviatilis* nach dem 3. Lebensjahr ein. Für die Männchen bei einem Körpergewicht von 20–25 (–100) gr und für die Weibchen bei einem solchen von 20–50 gr.

Der Zwergwels wird, ebenfalls nach *Smolian*, mit 100 gr (♂), beziehungsweise 150 gr (♀) geschlechtsreif. Auf Grund des in der vorliegenden Arbeit verwendeten Zwergwelsmaterials aus der Camargue, scheint dort die Geschlechtsreife allerdings früher einzutreten. Wir fanden schon von 35 gr an bei beiden Geschlechtern reife Individuen. Die unentwickelten Tiere wogen nicht über 80 gr.

Die gefühlsmäßig vorgenommene Trennung der Punktscharen zur separaten Berechnung der beiden Wachstumskurven erfolgte für *Perca* bei 68 gr und für *Ameiurus* bei 100 gr Körpergewicht. Der theoretische Schnittpunkt der beiden Regressionsgeraden liegt für *Perca* auf der Ordinate von 25, für *Ameiurus* auf derjenigen von 95,5. Diese Zahlen, verglichen mit den Körpergewichten der beiden Arten bei Eintritt der Geschlechtsreife, sprechen für einen kausalen Zusammenhang von Änderung des Wachstumsverhältnisses und Pubertät. Dagegen sprechen folgende Überlegungen: 1. Sämtliche übrigen bearbeiteten Arten weisen keine Änderung der Allometrie-konstanten während der untersuchten Periode ihrer postembryonalen Ontogenese auf, obwohl, mit Ausnahme von *Scardinius erythrophthalmus*, die gewichtsmäßigen Untersuchungsbereiche der ein-

zelen Arten die Pubertät in jedem Fall in sich schließen. – 2. Da der Eintritt der Geschlechtsreife für die Männchen bei einem niedrigeren Körpergewicht erfolgt als für die Weibchen, müßte die Kurve auch zwei verschiedene Knicke aufweisen, einen ersten für die Männchen bei einem niedrigeren und einen zweiten für Weibchen bei einem höheren Abszissenwert. Dies ist aber nicht der Fall. Vermutlich könnten experimentelle Untersuchungen (Kastrationen und künstliches Verfrühen oder Hinauszögern der Geschlechtsreife) zur Abklärung dieser Fragen beitragen.

Leider sind wir auch nicht in der Lage, festzustellen, ob es sich bei der geknickten Kurve des relativen Hirnwachstums um ein arttypisches Merkmal handelt, oder ob innerhalb der Perciden und der Ameiuriden auch andere Arten dasselbe Phänomen zeigen.

Die übrigen untersuchten Arten erfahren, wie schon erwähnt, im Verlauf ihrer Hirnwachstumskurven keine Richtungsänderungen. Sie wurden alle statistisch daraufhin geprüft, ob bei der Berechnung der Geraden lineare Regression erlaubt sei, was durchwegs der Fall ist.

b) Die Wachstumskonstanten der einzelnen Arten

Die berechneten Allometriekonstanten variieren bei den untersuchten Arten zwischen 0,234 (*Scardinius erythrophthalmus*) und 0,739 (*Gobio gobio*). Die meisten Arten weisen aber eine Allometriekonstante zwischen 0,3 und 0,5 auf. Ein Vergleich mit den Werten von *Paulian* zeigt, daß diese fast durchwegs höher liegen (zwischen 0,50 und 0,77). Während zum Beispiel in der vorliegenden Arbeit für *Anguilla vulgaris* ein α von 0,345 gefunden wurde, berechnet *Paulian* bei derselben Art ein solches von 0,55.

Paulians Angaben beziehen sich allerdings auf das Wachstumsverhältnis von Hirnlänge und Körperlänge, während in der vorliegenden Arbeit Hirngewicht und Körpergewicht in Beziehung gebracht werden. Die stärkere Wachstumsintensität läßt sich deshalb auf zwei Ursachen zurückführen: Erstens ist es möglich, daß während des Wachstums von Gehirn und Gesamtorganismus das Gehirn relativ mehr in die Länge wächst als der Körper, daß also beide ihre Form gegenseitig verändern. Zweitens ist die Hirnmasse spezifisch leichter als die Masse des Gesamtorganismus. Eine Längenzunahme des Gehirns bedeutet deshalb eine geringere Gewichtszunahme, als eine entsprechende Längenzunahme des Gesamtorganismus dies bedeuten würde.

Tabelle 6. Die Konstanten des Totalhirnwachstums und die Streuungen um die Regressionsgeraden.

Art	α	b	s % $\pm$	N
<i>Cyprinidae</i>				
Gobio gobio	0,739	1,751	11,67	23
Barbus fluviatilis	0,473	6,225	8,37	29
Abramis brama	0,464	3,817	10,92	69
Leuciscus rutilus	0,441	4,569	4,17	119
Blicca björkna	0,431	4,949	3,38	59
Squalius cephalus	0,374	5,941	2,92	18
Scardinius erythrophth.	0,234	9,408	4,19	30
<i>Übrige Arten</i>				
Perca fluviatilis 1.	0,640	2,613	12,71	90
Perca fluviatilis 2.	0,355	0,658	3,01	105
Coregonus sp.	0,609	1,339	3,10	59
Ameiurus nebulosus 1.	0,488	2,915	3,34	36
Ameiurus nebulosus 2.	0,039	22,6	3,89	39
Esox lucius	0,472	2,211	4,62	33
Lophius piscatorius	0,351	1,092	5,40	28
Anguilla vulgaris	0,345	1,635	8,76	35
Batrachus didactylus	0,316	2,249	3,37	12

s % = Abweichung der Hirngewichte von der Regressionsgeraden in % von $\bar{y}$.

Welche der beiden erwähnten und möglichen Ursachen der geringern Intensität des Gewichtswachstums zugrundeliegen, kann nach unsern bisherigen Untersuchungen nicht gesagt werden. Vielleicht sogar beide. Es zeigt sich, daß unter Umständen weder die Länge noch das Gewicht eines Organs oder eines Organismus als die geeigneten vergleichbaren Maße ihrer Massenentwicklung angesehen werden dürfen, sondern nur das *Volumen*.

Obwohl die Wachstumsverhältnisse der hier untersuchten Arten von 0,316 bis 0,739 gehen, also untereinander recht beträchtliche Unterschiede aufweisen, halten diese nicht alle einer statistischen Prüfung stand.

In Tabelle 7 sind die Arten, deren Allometriekonstanten des relativen Hirnwachstums voneinander nicht wesentlich verschieden sind, zu Gruppen zusammengestellt. Tabelle 8 zeigt die Artengruppen mit signifikant differenten Allometriekonstanten.

Ameiurus nebulosus und Perca fluviatilis können in die obigen Zusammenstellungen nicht aufgenommen werden, da, wie schon er-

Tabelle 7. Gruppen mit Arten, deren Allometriekonstanten untereinander *nicht* signifikant different sind.

Coregonus	0,609	Coregonus	0,609	Esox	0,472
Gobio	0,739	Abramis	0,464	Blicca	0,431
		Barbus	0,473	Abramis	0,464
				Leuciscus	0,441
				Barbus	0,473
Scardinius	0,234	Scardinius	0,234	Squalius	0,374
Blicca	0,431	Abramis	0,464	Abramis	0,464
Abramis	0,464	Anguilla	0,345	Anguilla	0,345
Barbus	0,473	Batrachus	0,316	Batrachus	0,316
Scardinius	0,234	Squalius	0,374	Squalius	0,374
Blicca	0,431	Abramis	0,464	Batrachus	0,316
Abramis	0,464	Barbus	0,473	Lophius	0,351
Barbus	0,473	Batrachus	0,316		
Batrachus	0,316				
		Anguilla	0,345		
		Batrachus	0,316		
		Lophius	0,351		

wähnt, ihre Regressionsgeraden einen Knick aufweisen, und sie je zwei verschiedene Regressionskoeffizienten besitzen, welche unter sich selber signifikant different sind (siehe p. 138).

Tabelle 8. Gruppen mit Arten, deren Allometriekonstanten untereinander *signifikant* different sind.

Coregonus	0,609	Coregonus	0,609	Coregonus	0,609
Esox	0,472	Esox	0,472	Scardinius	0,234
Anguilla	0,345	Batrachus	0,316	Squalius	0,374
Coregonus	0,609	Coregonus	0,609	Coregonus	0,609
Squalius	0,374	Blicca	0,431	Scardinius	0,234
Leuciscus	0,441	Lophius	0,351	Lophius	0,351
Gobio	0,739	Gobio	0,739	Gobio	0,739
Blicca	0,431	Blicca	0,431	Barbus	0,473
Squalius	0,374	Anguilla	0,345	Anguilla	0,345
Leuciscus	0,441	Gobio	0,739	Gobio	0,739
Anguilla	0,345	Leuciscus	0,441	Abramis	0,464
		Batrachus	0,316	Lophius	0,351
Gobio	0,739	Leuciscus	0,441	Barbus	0,473
Blicca	0,431	Lophius	0,351	Lophius	0,351
Lophius	0,351				

Daß zum Teil recht beträchtliche Unterschiede der Regressionskoeffizienten nach statistischer Bearbeitung sich als nicht gesichert erweisen, ist den relativ großen Streuungen zuzuschreiben (vgl. Tabelle 6). Die Regressionskoeffizienten der einzelnen Geraden sind zwar an sich durchaus gesichert, das heißt, die Wahrscheinlichkeit, daß die Winkel, welche die Geraden mit der Horizontalen ($\alpha = 0$) einschließen, nur durch Zufall bedingt sind, ist in allen Fällen kleiner als 1%. Es ist anzunehmen, daß bei Vermehrung der Zahl der untersuchten Individuen gewisse Artenpaare, die nach dem jetzigen Stand der Untersuchungen sich in ihrer Intensität des relativen Hirnwachstums nicht zu unterscheiden scheinen, sich trennen würden, so z. B. Scardinius und Barbus oder Scardinius und Abramis.

Die Inkonstanz des Verhältnisses zwischen der Zunahme des Hirngewichts und der Zunahme des Körpergewichts bei den verschiedenen Arten ist eine Tatsache, die nicht als selbstverständlich hingenommen werden kann. Die Verschiedenheiten in der Intensität des relativen Hirnwachstums wäre in folgenden Zusammenhängen zu untersuchen:

1. Hirnwachstum und systematische Stellung;
2. Hirnwachstum und Geschwindigkeit des Körperwachstums;
3. Hirnwachstum und maximal erreichbares Körpergewicht.

Ein Vergleich der 14 untersuchten Arten zeigt keinerlei gesetzmäßige Zusammenhänge. Es ist indessen durchaus möglich, daß eine Vermehrung der Artenzahl brauchbare Resultate liefern würde.

Auch eine entsprechende vergleichende Betrachtung der Werte von b , der zweiten Konstanten, welche die Lage der Regressionsgeraden im Koordinatensystem bestimmt (siehe Tab. 6), läßt auf keine Zusammenhänge zwischen Verlauf der Hirnkurve und andern biologischen Erscheinungen schließen.

c) Das Verhältnis von a und b

Schließlich wurde noch die Art der Beziehung der beiden Konstanten der Wachstumsgleichung zueinander einer Prüfung unterzogen. Paulian [1933, 1934] konnte nämlich folgendes feststellen: Bei einem Vergleich zweier Arten derselben Gattung, deren Maximalkörperlängen verschieden sind, variieren die Allometriekonstanten a im umgekehrten Sinn der Maximallängen, während, im Gegensatz dazu, die Werte von b sich gleich wie die Maximalängen verhalten. Er fand z. B. für

Labrus melops L., die kleinere Art: $a = 0,56$ $b = 0,4$

Labrus bergylta Asc., die größere Art: $a = 0,52$ $b = 0,8$

Es gelang aber *Paulian* nicht, die inverse Beziehung zwischen b und a in eine mathematische Form zu kleiden. *Hersh* [1931, 1934] fand bei Wirbellosen ähnliche Verhältnisse vor. Er stellt eine Exponentialgleichung der Form

$$b = Be^{-rk}$$

auf, wobei r und B Konstante sind (k entspricht unserm a). *Lumer* [1936, 1939] bezweifelt die theoretische Gültigkeit dieser Formel, ohne ihr indessen den Wert einer empirischen Annäherung an die vorderhand noch nicht mögliche Lösung des Problems abzuerkennen. Eine volle Gültigkeit dieser Formel würde nämlich voraussetzen, daß die verschiedenen Geraden sich in einem einzigen Punkte schneiden, was aber bei mehr als zwei Geraden nicht mehr der Fall ist.

Im Untersuchungsmaterial der vorliegenden Arbeit ist jede Gattung nur durch eine einzige Art vertreten. Eine Nachprüfung der Befunde von *Paulian* ist also nicht möglich. Wenn wir aber die Regressionsgeraden der untersuchten Cyprinidenarten aufzeichnen (Abb. 9), fällt eine allgemeine Konvergenz der Geraden in der Nähe der Ordinate von $\log 30$ auf. Eine Berechnung der dem Körpergewicht von 30 gr zugehörigen Hirngewichtswerte ergibt folgende Zahlen:

<i>Abramis brama</i>	18,47 mg
<i>Leuciscus rutilus</i>	20,46 mg
<i>Scardinius erythrophth.</i>	20,86 mg
<i>Squalius cephalus</i>	21,17 mg
<i>Blicca björkna</i>	21,43 mg
<i>Gobio gobio</i>	21,63 mg
<i>Barbus fluviatilis</i>	31,15 mg

Beim Körpergewicht von 30 gr besitzen demnach außer *Barbus* und *Abramis* die untersuchten Cypriniden nach Berechnung ungefähr das gleiche Hirngewicht. Die Geraden von *Barbus* und *Abramis* laufen praktisch parallel mit der aus dem gesamten Cyprinidenmaterial berechneten Geraden ($a = 0,476$; $b = 3,790$; $N = 379$) an der Konvergenzstelle vorbei.

Es soll dieser Erscheinung hier nicht zu viel Bedeutung beigegeben werden, besonders da die Unterschiede der Neigungswinkel der verschiedenen Geraden in den meisten Fällen gar nicht gesichert

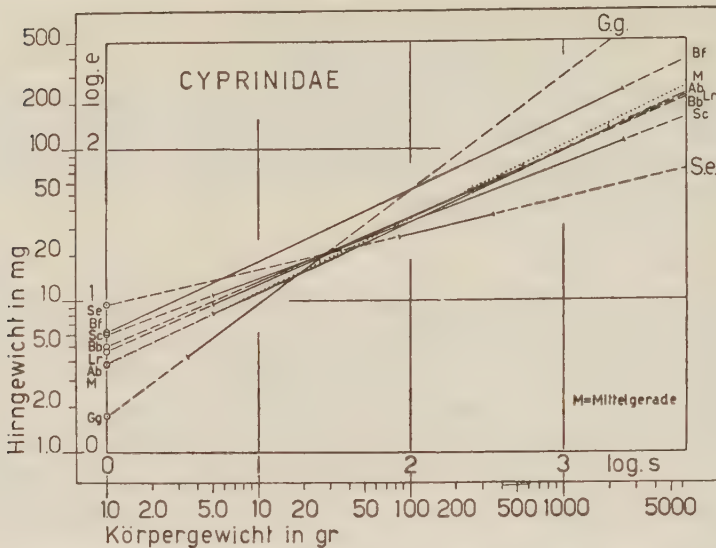


Abb. 9. Das relative Wachstum des Totalhirns von 7 Cyprinidenarten, logarithmische Darstellung. — = Gültigkeitsbereich, = aus dem gesamten Cyprinidenmaterial (379 Einzelwerte) berechnete Gerade.

sind. Um eine Aussage darüber machen zu können, ob zwischen α und b innerhalb einer Familie tatsächlich eine gesetzmäßige Beziehung besteht, müßten noch mehr Cyprinidenarten beigezogen und mindestens eine weitere Familie mit mehreren groß- und kleinwüchsigen Vertretern untersucht werden.

Abb. 10 vermittelt eine Übersicht über den Verlauf der Totalhirngeraden sämtlicher untersuchter Arten. Der größeren Klarheit halber sind die Cypriniden als Einheit durch die oben erwähnte Mittelgerade eingetragen. In die Darstellung ist also noch das ganze Geradenbündel aus Abb. 9 hineinzudenken.

Die Geraden der meisten Arten sind in einem gemeinsamen, ungeordnet erscheinenden Bündel zusammengefaßt. Außerhalb dieses Bündels, das die Cypriniden, *Esox*, *Coregonus*, *Ameiurus* und *Perca* enthält, liegen nur die Geraden von *Batrachus*, *Anguilla* und *Lophius*. Ob und in welchem Sinne die Lage der Geraden im Koordinatensystem im Rahmen der Cerebralisationsforschung interpretiert werden kann, soll später behandelt werden (siehe S. 153 ff.). Hier sei nur kurz festgehalten, daß *Anguilla*, *Batrachus* und *Lophius* während ihres postjuvenilen Gestaltwandels zeitlebens ein niedrigeres Hirngewicht besitzen als die übrigen untersuchten Teleostier.

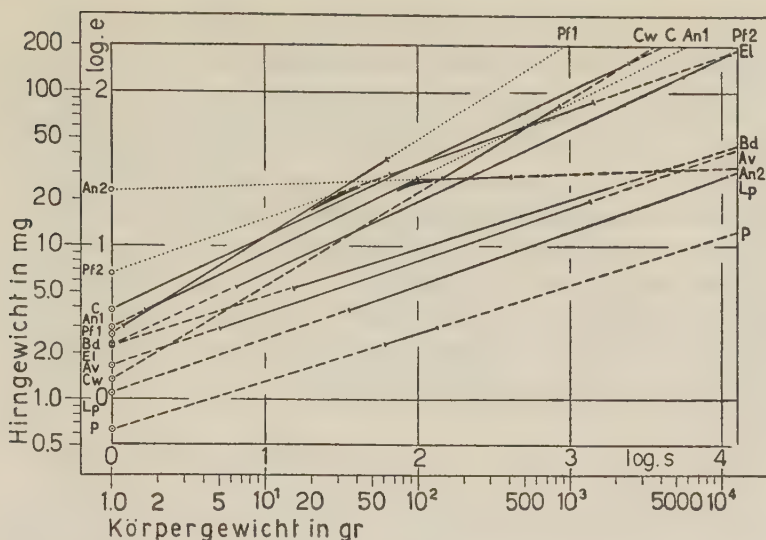


Abb. 10. Relatives Hirnwachstum von *Coregonus* sp., *Esox lucius*, *Anguilla vulgaris*, *Ameiurus nebulosus*, *Perca fluviatilis*, *Batrachus didactylus* und *Lophius piscatorius*. C die aus dem gesamten Cyprinidenmaterial (vgl. Abb. 7) berechnete Mittelkurve. P = *Petromyzon fluviatilis*. Logarithmische Darstellung.

Ein noch niedrigeres Hirngewicht, das niedrigste, das wir bei den «Fischen» kennen, weist *Petromyzon fluviatilis* auf. Aus dessen Hirnwachstumskurve konnte ein kurzes Teilstück berechnet werden, das bedeutend unterhalb der Geraden der Teleostier liegt (in Abb. 10 mit P bezeichnet).

Eine vergleichende Aussage über das relative Hirngewicht der übrigen Arten zu machen, hält schwer, weil deren Regressionsgeraden sich mehrfach überschneiden. Deshalb sind auch alle nach der Reihenfolge aufgeführten Angaben über relative Hirngewichte von adulten Teleostiern und andern Fischen, welche man zuweilen in Lehrbüchern findet, mit Vorbehalt aufzunehmen und nur unter Berücksichtigung der entsprechenden Körpergewichte vergleichend zu betrachten. Es kann nur von einer Zunahme des relativen Hirngewichts von einer Art zur andern gesprochen werden, wenn bei zunehmendem b die Richtungskonstante der relativen Wachstumskurve gleich bleibt oder zunimmt. Unter Umständen auch, wenn a abnimmt, aber nur dann, wenn das Verhältnis der beiden a so beschaffen ist, daß der Kreuzungspunkt der beiden Kurven entwicklungsmäßig in der Juvenilphase der beiden Arten liegt.

*B. Der Relationsexponent von Dubois
und die Analyse des relativen Hirnwachstums der Knochenfische*

Die beiden Tatsachen, daß erstens bei Fischen im Laufe ihrer Ontogenese Körper und Gehirn nicht in einem bestimmten Alter einen Wachstumsstillstand erfahren, also kein sog. Adultgewicht erreichen und innehalten, und zweitens die logarithmierten Kurven des relativen Hirnwachstums nicht alle unter dem gleichen Neigungswinkel verlaufen, verlangen eine kurze Auseinandersetzung mit den Ergebnissen von *Dubois* [1914] und *Brummelkamp* [1939], welche in ihre Untersuchungen über die Cerebralisation der Wirbeltiere auch die Knochenfische einbeziehen.

1. Konstanz oder Inkonstanz des Relationsexponenten von Dubois

Dubois erstellte auf Grund der Beziehung zwischen Hirnmasse und Körpermasse 1897 eine Rangordnungsliste für Säugetiere. Er verwendete dazu die Formel

$e = c s^r$	e = Hirngewicht
eine Gleichung vom Typus	s = Körpergewicht
$y = b x^\alpha$	c = Cerebralisationsfaktor
	r = Relationsexponent.

r drückt die Beziehung zwischen Hirngewicht und Körpergewicht aus. Als Wert von c kann die Ranghöhe einer Gruppe von Tierarten gleicher Organisationsstufe, aber mit verschieden hohem Körpergewicht berechnet werden. Die Verwendbarkeit des Cerebralisationsfaktors setzt Konstanz des Relationsexponenten bei allen zu vergleichenden Tiergruppen voraus. *Dubois* setzte auf Grund seiner Untersuchungen für die Säugetiere ein konstantes r von 0,56 fest. Später wurde derselbe Wert von r auch für Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische als gültig erklärt. Erst *Portmann* [1946, 1947], *Sholl* [1948] und *Wirz* [1950] wiesen nach, daß der Relations-exponent, zumindest bei Vögeln und Säugern, eine variable Größe darstellt.

Dubois [1914] verbindet folgende Fischarten miteinander und berechnet für diese Zweiergruppen folgende Werte von r :

1. Cyprinus carpio	–	Carassius vulgaris	r =	0,5633
2. Cyprinus carpio	–	Gobio fluviatilis	r =	0,5522
3. Perca fluviatilis	–	Gasterosteus aculeatus	r =	0,5201
4. Esox lucius	–	Carassius vulgaris	r =	0,5949
5. Conger vulgaris	–	Anguilla Anguilla	r =	0,6661

Abgesehen davon, daß der Relationsexponent der Aalartigen reichlich weit von 0,56 entfernt ist, befremdet zum Teil die Art der Verbindung der Arten (Beispiel: *Perca-Gasterosteus* und *Esox-Carassius*). Die gerechtfertigtere Verbindung *Carassius-Gobio* wurde von *Dubois* unterlassen.

Die von *Paulian* [1934] an Fischen vorgenommenen Untersuchungen sind die ersten, welche die Existenz eines konstanten Relationsexponenten bei Poikilothermen bezweifeln lassen. In seiner Arbeit über das Verhältnis von Hirnlänge und Körperlänge während des Wachstums von Crustaceen, Teleostiern und Amphibien muß er feststellen, daß die Kurven des relativen Hirnwachstums verschiedener Arten innerhalb derselben Gattung verschiedene Neigungen aufweisen.

Es soll nun an wenigen Beispielen aus dem Material der vorliegenden Arbeit gezeigt werden, daß es bei Fischen nicht ohne weiteres möglich ist, Relationsexponenten von Verwandtschaftsgruppen aufzustellen, und daß ferner die Werte dieser Relationsexponenten sehr stark variieren können.

Wie bereits darauf hingewiesen wurde, besitzen die Fische kein Adultgewicht, das erlaubt, für Körper- und Hirngewicht interspezifisch vergleichbare Mittelwerte zu bestimmen und daraus einen zuverlässigen Wert von r zu berechnen. Unter der Voraussetzung, die logarithmierten Wachstumskurven der entsprechenden Arten verliefen vollkommen parallel zueinander, wäre es möglich, ein Wertepaar für Hirngewicht und Körpergewicht irgendeinem Punkt aus der dem Gesamtmaterial der Art berechneten Wachstumsgeraden zu entnehmen. In den meisten Fällen verlaufen aber die Wachstumsgeraden nicht parallel. Es muß also ein Punkt auf der Wachstumskurve der einen Art gefunden werden, welcher demselben Punkt auf der Wachstumsgeraden der andern, zur Berechnung des Relationsexponenten herbeigezogenen verwandten Art, entspricht. In Frage kommt nur das Hirngewicht, das die betreffende Art bei ihrem Maximal- oder Endkörpergewicht (vgl. Tabelle 3) aufweist. Bei den Endkörpergewichten handelt es sich um mehr oder weniger willkürlich festgelegte Zahlen. Die dazugehörigen Hirngewichte wurden durch Extrapolation gewonnen (Abb. 11, Tabelle 9), was die Verwendbarkeit dieser Werte zum vorneherein in Frage stellt.

Es wurden aus dem Material der vorliegenden Arbeit die Re-

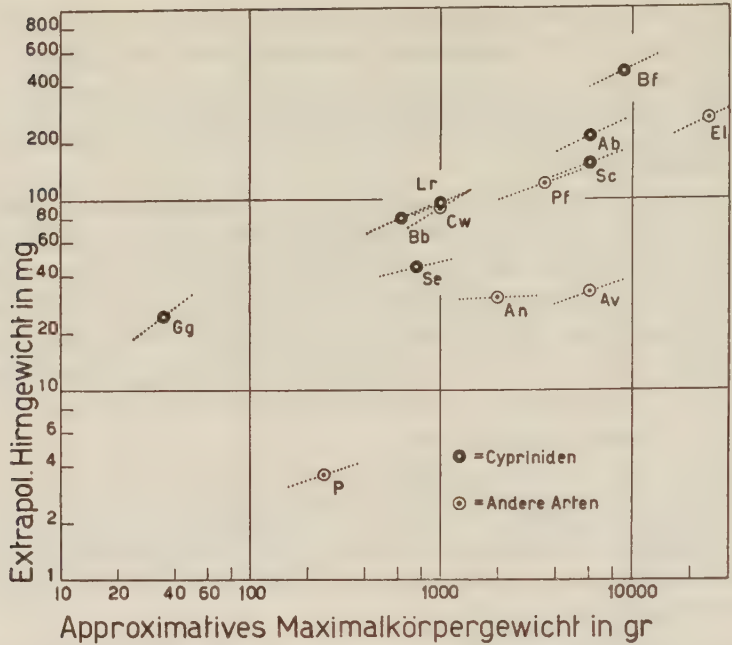


Abb. 11. Hirngewicht bei Maximalkörpergewicht (extrapolierte Werte). = Verlauf der Wachstumskurve. Logarithmische Darstellung.

lationsexponenten dreier Paare von sehr nah verwandten Arten mit verschieden hohem Endkörpergewicht berechnet:

Art	Endkörpergewicht	Extrapol. Hirngewicht	r
Leuciscus rutilus	1000 gr	96,00 mg	
Squalius cephalus	6000 gr	153,3 mg	0,261
Blicca björkna	625 gr	79,29 mg	
Abramis brama	6000 gr	215,2 mg	0,441
Gobio gobio	35 gr	24,23 mg	
Barbus fluviatilis	9000 gr	463,6 mg	0,532

Diese wenigen Zahlen schon lassen eine Konstanz des Relationsexponenten stark bezweifeln. Dubois hatte keine Wachstumskurven zur Verfügung gehabt, sondern war für Hirn- und Körpergewichte auf Einzelwerte angewiesen, welche einander bei den zu vergleichenden Arten wachstumsmäßig nicht entsprechen (z. B. Karpfen $s = 1817$ gr verbunden mit Karausche $s = 5,22$ gr). Aus

der Verbindung Gobio $s = 35$ mit Barbus $s = 9000$ haben wir ein r von 0,532, ziemlich nahe dem von *Dubois* postulierten Wert, berechnet. Wenn wir für s und e andere, ebenfalls aus dem Gesamtmaterial berechnete Werte verwenden, z.B. die Schwerpunkte der Regressionsgeraden der beiden Arten,

$$\begin{array}{ll} \text{Gobio gobio} & \bar{s} = 12,36 \text{ gr } \bar{e} = 11,23 \text{ mg} \\ \text{Barbus fluviatilis} & \bar{s} = 207,0 \text{ gr } \bar{e} = 76,59 \text{ mg}, \end{array}$$

erhalten wir einen Relationsexponenten von 0,689. Je nach der Wahl der zur Berechnung herangezogenen Werte für e und s ergibt sich eine ganze Reihe der verschiedensten Relationsexponenten für dieselbe Verbindung, bedingt durch die Unterschiede der Allometriekonstanten der verbundenen Arten. Zur Bestimmung brauchbarer Relationsexponenten fehlte *Dubois* bei den Fischen ein allen Arten gemeinsames Bezugssystem, wie er es im Adultgewicht der Vögel und Säuger vorfand.

Dies bedingt:

Die einzelnen zu vergleichenden Arten sind nicht durch je einen festen Quotienten aus den Adultgewichten von Hirn und Gesamtkörper charakterisiert, wie das bei den höhern Wirbeltieren der Fall ist, sondern jede Art wird durch eine gleitende Skala von Wertepaaren, der relativen Wachstumskurve des Gehirns, repräsentiert.

Statt bei einem Vergleich verschiedener Arten einzelne Punkte und bei einem Vergleich verschiedener Verwandtschaftsgruppen einzelne Kurven zueinander in Beziehung setzen zu können, sind wir bei den Fischen genötigt, bereits beim Vergleich der einzelnen Arten mit ganzen Kurven zu operieren, so daß eine Verwandtschaftsgruppe ein ganzes System von Kurven oder, in logarithmischer Form, von Geraden darstellt. Es wurde schon erwähnt, wie schwierig es ist, auf einer Wachstumskurve einer Art einen Punkt zu finden, der mit entsprechenden Punkten auf den Kurven anderer Arten vergleichbar wäre. Die Wahl des Maximal- oder Endkörpergewichts ist denn auch eine unbefriedigende Notlösung, welche aber immerhin zuverlässigere Aussagen ermöglicht, als es beim Heranziehen beliebiger Gewichtswerte der Fall ist.

2. Die Cephalisierungssprünge von Brummelkamp

Der Versuch von *Brummelkamp*, eine Gesetzmäßigkeit der fortschreitenden Cerebralisation zu finden, basiert auf der Annahme,

daß der Relationsexponent $5/9$ betrage und eine konstante Größe darstelle. Er zeigt – anhand des unzureichenden Materials von *Dubois* –, daß die Arten auf verschiedenen Geraden mit dem Relationsexponenten $0,556$ liegen, welche durch Parallelverschiebung auf der Ordinate über Entfernungen von jeweils $\log \sqrt{2}^1$ auseinander entwickelt werden. Er modifiziert die Formel von *Dubois* zu

$$E = (\sqrt{2}^1)^a \cdot P^{5/9} \quad \begin{array}{l} E = \text{Hirngewicht} \\ P = \text{Körpergewicht} \end{array}$$

wobei a den Wert jeder ganzen Zahl, auch Null, annehmen kann.

Bei der Berechnung des Cerebralisationsfaktoren c nach der Formel von *Dubois* findet *Brummelkamp* Werte, welche gruppenweise nach der Reihe $1, \sqrt{2}^1, 2, 2, 827, \dots$ variieren. Die Intervalle bezeichnet er als sogenannte kleine Cephalisierungssprünge. Er verbindet *Gasterosteus*, *Gobio*, *Cyprinus* und *Perca* durch eine logarithmische Gerade mit dem Relationsexponenten $5/9$ und entwickelt daraus die Geraden für die andern Arten. Diejenige von *Esox* liegt einen kleinen Sprung höher, jene von *Conger* um drei und jene von *Anguilla* um vier kleine Sprünge tiefer als die Ausgangsgerade.

Gegen die Aussagen von *Brummelkamp* müssen dieselben Einwände gemacht werden wie gegen diejenigen von *Dubois*. Wenn wir in Abb. 8 eine Reihe paralleler Geraden mit der Richtung $5/9$ in den senkrechten Abständen von $\log \sqrt{2}^1$ hineindenken, so müssen wir feststellen, daß die logarithmierten Wachstumsgeraden in ihrem Verlauf oft mehrere der supponierten Geraden überschneiden. Das heißt, daß je nach ihrem Alter die untersuchten Tiere einer Art (immer nach erfolgter Geschlechtsreife) verschiedenen Cerebralisationsstufen angehören würden. Es wurde trotzdem versucht, das vorliegende Material auf die sprunghafte Änderung der Cerebralisation zu prüfen. Als meßbare Größen wurden wiederum das End- oder Maximalkörpergewicht und das dazugehörige extrapolierte Hirngewicht eingesetzt. Es sind (siehe Tabelle 9) tatsächlich $\sqrt{2}^1$ -Sprünge nachzuweisen. Dadurch, daß sie Relationsexponenten systematisch einheitlicher Gruppen nicht konstant sind, sind wir aber, nur um Gerade zu erhalten, welche den Relationsexponenten $r = 5/9$ aufweisen, wie *Brummelkamp* und *Dubois* gezwungen, Arten der verschiedensten systematischen Einheiten miteinander zu neuen Einheiten zu verbinden, Einheiten, die zu bilden einen unzulässigen Kunstgriff um einer Methode willen darstellt.

Tabelle 9. Der Cerebralisationsfaktor nach Dubois, mit eigenen Zahlen berechnet.

Art	Hirngewicht extrapoliert mg	Körpergewicht maximal ca. gr	Cerebrali- sationsfaktor c
Gobio gobio	3,587	35	3,362
Barbus fluviatilis	463,6	9 000	2,946
Mittel			3,154
Blicca björkna	79,29	625	2,218
Leuciscus rutilus	96,00	1 000	2,068
Coregonus sp.	89,86	1 000	1,936
Abramis brama	215,2	6 000	1,714
Mittel			1,984
Perca fluviatilis	119,6	3 500	1,285
Squalius cephalus	153,3	6 000	1,220
Scardinius erythrophth.	44,32	750	1,120
Esox lucius	262,1	25 000	0,9445
Mittel			1,142
Ameiurus nebulosus	30,43	2 000	0,4460
Anguilla vulgaris	32,83	6 000	0,2614
Petromyzon fluviatilis.	3,587	250	0,1669

Die Cephalisierungssprünge nach Brummelkamp, mit den obigen Zahlen berechnet.

Ausgangslinie	Se - Pf - Sc - El	c = 1,142
3 kleine Sprünge darüber	Gg - Bf	$0,97 \cdot (\sqrt{2}^{-1})^3$
1 kleiner Sprung darüber	Bb - Lr - Cw - Ab	$1,6 \cdot (\sqrt{2}^{-1})^1$
3 kleine Sprünge darunter	An	$0,94 \cdot (\sqrt{2}^{-1})^3$
4 kleine Sprünge darunter	Av	$1,06 \cdot (\sqrt{2}^{-1})^4$
6 kleine Sprünge darunter	P	$0,92 \cdot (\sqrt{2}^{-1})^6$

3. Das Totalhirn als Kriterium der Ranghöhe

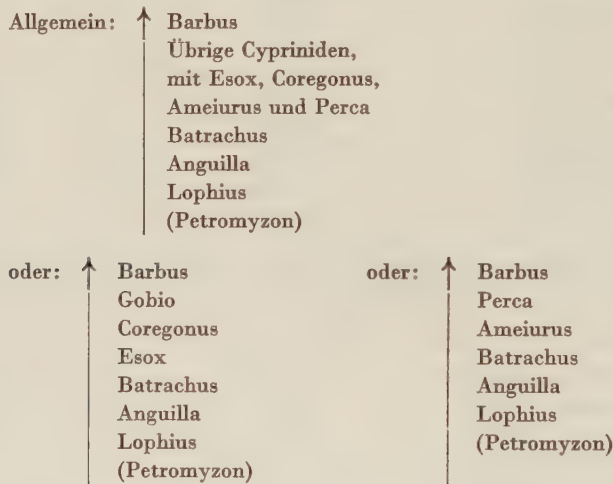
Wie schon im vorhergehenden Kapitel erwähnt, zeigt die Betrachtung der Lage der Kurven des relativen Hirnwachstums im Koordinatensystem (Abb. 9 und 10) nur, daß ein ganzer, aus mehreren Verwandtschaftsgruppen zusammengesetzter Artenkomplex besteht, dessen Anteilhaber in bezug auf das Verhältnis von Hirn- und Körpergewicht ungefähr gleich gestellt sind. Dieses Kurvenbündel nach bestimmten Gesichtspunkten zu ordnen ist zur Zeit nicht möglich.

Eine Sonderstellung scheint der Cyprinide Barbus einzunehmen. Wie wir später bei der Teilanalyse des Gehirns sehen werden,

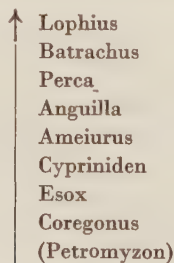
ist sein relativ schweres Gehirn nicht einer gleichmäßigen Gewichtszunahme aller Teile des Gehirns zuzuschreiben, sondern der besonders starken Ausbildung einzelner Zentren.

Eine zweite Artengruppe mit beträchtlich niedrigerem Hirngewicht besteht aus *Batrachus*, *Anguilla* und *Lophius*. Nun gehören aber *Batrachus* und *Lophius* zu den phylogenetisch ranghöchsten Formen der Teleostier überhaupt. Trotzdem ist ihr Gehirn nicht viel schwerer als dasjenige von *Petromyzon*, während die phylogenetisch rangniedrigen Clupeiformen *Coregonus* und *Esox* relativ hohe Hirngewichte aufweisen.

Wir können folgende Reihen mit steigendem Hirngewicht aufstellen:



Nach der phylogenetischen Ranghöhe geordnet zeigen die untersuchten Arten aber eine ganz andere Reihenfolge:



Zwischen phylogenetischer Ranghöhe und Totalhirngewicht scheint kein Zusammenhang zu bestehen. Das Totalhirngewicht

kann also – innerhalb der Teleostier – nicht als Kriterium der Ranghöhe Verwendung finden.

Wie die Gehirne der Vögel und Säuger darf auch das Gehirn der Knochenfische nicht als Ganzes und als ein bei den verschiedenen Arten gleichwertiges Organ betrachtet werden. Es ist eine Zusammensetzung aus Einzelteilen mit verschiedenen und verschiedenwertigen Funktionen. Der Grundplan ist zwar innerhalb einer systematischen Großgruppe derselbe, aber der Ausbildungsgrad der einzelnen Hirnteile kann von Art zu Art stark variieren.

Wie im Falle von *Barbus* bereits erwähnt wurde, kann ein hohes oder niedriges Totalhirngewicht durch stärkere oder schwächere Ausbildung eines einzelnen oder einzelner Teile erreicht werden. Es muß deshalb auf dem Wege über die quantitative Bestimmung des Entwicklungsgrades der einzelnen Hirnteile versucht werden, näher an eine Lösung des Cerebralisationsproblems bei den Knochenfischen heranzurücken.

C. Das relative Wachstum der einzelnen Hirnteile

1. Einleitung

Die einzige bisherige Untersuchung über das Wachstum von einzelnen Hirnteilen bei Fischen stammt von *Matsui* [1942]. Er unterteilte die Gehirne von *Neothynnus macropterus* und *Katsuwonus vagans* in Telencephalon (ohne Bulbi und Tractus olfactorii, also nur die Lobi), Tectum opticum, Cerebellum und einen Restteil. Die Gewichte dieser Hirnteile bezog er auf das Gewicht des Totalhirns. Er fand, daß das relative Hirnteilwachstum dem Gesetz der einfachen Allometrie folgt, und daß beim Vergleich der beiden Arten die einander entsprechenden Hirnteile in ihrer Wachstumsintensität nur unwesentlich voneinander abweichen. Größere Unterschiede weisen die Allometriekonstanten der verschiedenen Hirnteile innerhalb derselben Art auf, doch sind sie vom Autoren nicht auf ihre Signifikanz geprüft worden. Am raschesten wächst bei beiden Arten das Vorderhirn, am langsamsten das Tectum opticum.

2. Ergebnisse

Das Gewicht der Hirnteile wurde, wie dasjenige des Totalhirns, auf das Körpergewicht bezogen. Es wurde das relative Wachstum des Vorderhirns, des Tectum opticum, des Cerebellum und des sogenannten Stammrests analysiert. Bei verschiedenen Arten erfolgte eine nochmalige Aufteilung des Vorderhirns in Bulbi, Tractus und Lobi olfactorii (über die anatomischen und physiologischen Grundlagen der Teilung des Totalhirns, sowie das Vorgehen dabei siehe S. 123 und 127).

Zunächst soll festgehalten werden, daß das relative Wachstum der Hirnteile sich wie das relative Wachstum des Totalhirns verhält, das heißt – wie nicht anders zu erwarten – es dem Gesetz der einfachen Allometrie unterworfen ist.

Die Konstanten, welche den Kurvenverlauf bei den verschiedenen Arten bestimmen, sind nach Hirnteilen geordnet in den Tabellen 10–16 zusammengestellt. Eingeklammert sind die Werte der wenigen statistisch nicht gesicherten Kurven. Die Wahrscheinlichkeit, daß die Abweichung ihres Verlaufs von demjenigen der Horizontalen nur durch Zufall bedingt ist, übersteigt in diesen Fällen 5 %.

Tabellen 10–16. Die Konstanten der Wachstumskurven der Hirnteile, Streuungsverhältnisse und Individuenzahlen (vgl. Tabelle 6).

Tabelle 10. Bulbi olfactorii.

Art	α	b	$\sigma \pm \%$	N
Barbus fluviatilis	0,304	0,408	9,21	16
Abramis brama	0,510	0,072	22,03	27
Leuciscus rutilus	0,280	0,191	13,32	31
(Blicca björkna)	0,335	0,214	11,22	(21)
Squalius cephalus	0,512	0,094	9,26	8
Scardinius erythrophth.	0,176	0,290	10,30	30
Coregonus sp.	0,615	0,032	9,91	36
Esox lucius	0,412	0,057	2,79	19
Ameiurus nebulosus 1	0,478	0,080	14,17	35
(Ameiurus nebulosus 2)	-0,032	0,807	8,23	(39)
Anguilla vulgaris	0,358	0,112	13,73	31

() = statistisch nicht gesichert.

Tabelle 11. Tractus olfactorii.

Art	α	b	$\sigma \pm \%$	N
Gobio gobio	—	—	—	—
Barbus fluviatilis	0,473	0,082	41,03	15
Abramis brama	0,579	0,011	62,90	23
Leuciscus rutilus	0,814	0,0048	39,75	29
(Blicca björkna)	0,350	0,059	43,72	(20)
(Squalius cephalus)	0,751	0,008	15,02	(8)
(Scardinius erythrophth.)	0,221	0,063	62,99	(30)

Bei den übrigen Arten sitzende Bulbi.

Tabelle 12. Lobi olfactorii.

Art	α	b	$\sigma \pm \%$	N
Barbus fluviatilis	0,358	1,009	10,69	16
Abramis brama	0,337	0,526	11,20	27
Leuciscus rutilus	0,423	0,440	25,98	29
Blicca björkna	0,082	2,612	12,38	20
(Squalius cephalus	0,405	0,411	10,87	8)
Scardinius erythrophth.	0,160	1,117	13,49	30
Coregonus sp.	0,662	0,073	15,73	36
Esox lucius	0,479	0,133	8,60	19
Ameiurus nebulosus 1.	0,364	0,719	8,73	35
(Ameiurus nebulosus 2	-0,081	5,541	10,17	39)
Anguilla vulgaris	0,399	0,242	28,93	31

Die Allometriekonstanten der verschiedenen Hirnteile wurden auf wesentliche Unterschiede in der Wachstumsintensität der verschiedenen Hirnteile hin geprüft. Als gesichert wird der Unterschied zweier Allometriekonstanten betrachtet, wenn die Wahrscheinlichkeit, daß der Unterschied nur zufällig besteht, geringer als 5% ist.

Die Teile des Vorderhirns wurden, als in diesem Zusammenhang weniger bedeutend, in die statistische Prüfung nicht mit einbezogen.

Tabelle 13. Telencephalon.

Art	α	b	$\sigma \pm \%$	N
Gobio gobio	0,780	0,230	6,28	48
Barbus fluviatilis	0,414	1,091	9,98	18
Abramis brama	0,409	0,518	10,67	29
Leuciscus rutilus	0,437	0,573	10,33	50
Blicca björkna	0,402	0,726	11,16	48
Squalius cephalus	0,381	0,852	6,71	15
Scardinius erythrophth.	0,225	1,097	8,90	30
Coregonus sp.	0,651	0,104	12,20	36
Esox lucius	0,462	0,180	6,48	26
Ameiurus nebulosus 1.	0,405	0,776	7,42	35
(Ameiurus nebulosus 2	-0,009	5,256	7,65	39)
Anguilla vulgaris	0,376	0,391	21,03	34
Perca fluviatilis 1.	0,696	0,210	12,13	48
Perca fluviatilis 2.	0,366	0,609	7,92	52
Batrachus didactylus	0,289	0,769	30,30	12
Lophius piscatorius	0,298	0,113	5,39	28

Tabelle 14. Tectum opticum.

Art	α	b	$\sigma \pm \%$	N
Gobio gobio	0,711	0,430	4,76	48
Barbus fluviatilis	0,397	1,076	25,94	17
Abramis brama	0,319	1,624	5,15	29
Leuciscus rutilus	0,417	1,355	6,11	50
Blicca björkna	0,382	1,399	6,26	48
Squalius cephalus	0,313	1,868	4,77	15
Scardinius erythrophth.	0,240	2,68	5,08	30
Coregonus sp.	0,644	0,319	5,14	36
Esox lucius	0,473	0,762	7,71	26
Ameiurus nebulosus 1.	0,335	0,623	16,85	35
(Ameiurus nebulosus 2	-0,071	4,011	19,22	39)
Anguilla vulgaris	0,325	0,195	8,31	34
Perca fluviatilis 1.	0,521	1,181	17,68	48
Perca fluviatilis 2.	0,342	2,212	3,37	52
Batrachus didactylus	0,238	0,732	10,04	12
Lophius piscatorius	0,336	0,383	14,14	28

Immerhin soll darauf hingewiesen werden, daß die Tractus olfactorii, welche bei Cypriniformes und Gadiformes vorkommen, sowohl längen- als auch gewichtsmäßig rascher wachsen als die übrigen Hirnteile. Die Tractus olfactorii, Hirnbahnen, welche die primären

Tabelle 15. Cerebellum.

Art	α	b	$\sigma \pm \%$	N
Gobio gobio	0,796	0,268	4,95	48
Barbus fluviatilis	0,519	1,587	3,94	17
Abramis brama	0,417	0,998	5,99	29
Leuciscus rutilus	0,444	0,813	7,87	50
Blicca björkna	0,420	1,184	8,78	48
Squalius cephalus	0,356	1,450	5,70	15
Scardinius erythrophth.	0,266	1,520	7,00	30
Coregonus sp.	0,614	0,306	5,84	36
Esox lucius	0,524	0,274	5,75	26
Ameiurus nebulosus 1.	0,390	0,639	11,66	35
(Ameiurus nebulosus 2	0,080	2,660	10,68	39)
Anguilla vulgaris	0,349	0,325	34,26	34
Perca fluviatilis 1.	0,681	0,298	6,12	48
Perca fluviatilis 2.	0,370	0,850	1,42	52
Batrachus didactylus	0,398	0,103	12,02	12
Lophius piscatorius	0,295	0,104	29,90	28

Tabelle 16. Stammrest.

Art	α	b	$\sigma \pm \%$	N
Gobio gobio	0,700	0,859	20,28	48
Barbus fluviatilis	0,466	2,85	5,49	17
Abramis brama	0,406	2,359	2,77	29
Leuciscus rutilus	0,455	1,777	5,43	50
Blicca björkna	0,429	2,073	10,48	48
Squalius cephalus	0,367	2,562	2,80	15
Scardinius erythrophth.	0,258	3,410	4,32	30
Coregonus sp.	0,663	0,469	3,98	36
Esox lucius	0,477	0,906	6,87	26
Ameiurus nebulosus 1.	0,472	1,71	4,07	35
Ameiurus nebulosus 2.	0,127	8,16	5,07	39
Anguilla vulgaris	0,373	0,566	12,48	34
Perca fluviatilis 1.	0,437	1,478	24,91	48
Perca fluviatilis 2.	0,402	1,786	1,00	52
Batrachus didactylus	0,270	1,615	15,32	12
Lophius piscatorius	0,361	0,548	6,81	28

Riechzentren mit den sekundären verbinden, sind in ihrer Größenzunahme nicht vom Hirn-, sondern vom Schädelwachstum abhängig. Bei der Verlängerung des Schädels entfernen sich die Riechgruben vom Gehirn und mit ihnen die diesen anliegenden Bulbi olfactorii. Die zwischen Bulbi und Lobi olfactorii liegenden Tractus müssen sich dem Schädelwachstum entsprechend verlängern. Diese Längenausdehnung hat auch eine Gewichtszunahme zur Folge, welche diejenige der übrigen Hirnteile bedeutend übertrifft. Besonders sichtbar wird die Abhängigkeit des Wachstums der Tractus vom Schädelwachstum bei Ameiurus nebulosus (siehe Abb. 12). Bei dieser Art erfährt bekanntlich die Hirnwachstumskurve einen Knick. Einzig die Tractus olfactorii unterliegen der Änderung des relativen Hirnwachstums nicht, sondern entwickeln sich in der 2. Wachstumsphase unabhängig vom Gehirn mit derselben Intensität wie in der ersten Phase weiter. (Das scheinbar negative Wachstum der übrigen Vorderhirnteile ist durch Zufall bedingt.)

Was die andern Hirnteile betrifft (Telencephalon in toto, Tectum opticum, Cerebellum und Stammrest), sind bei gewissen Arten zwar zahlenmäßige Unterschiede vorhanden. Sie sind aber statistisch nicht gesichert und dürfen deshalb nicht berücksichtigt werden.

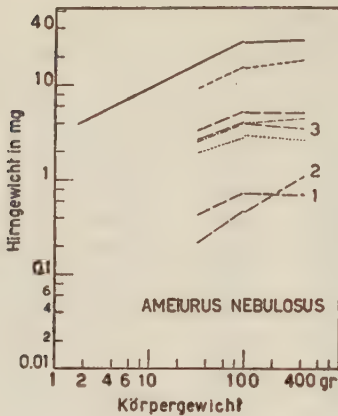


Abb. 12. Das Wachstum der Hirnteile und des Totalhirns von *Ameiurus nebulosus*. Logarithmische Darstellung.

Arten, deren Hirnteile also praktisch alle gleich rasch wachsen, sind:

- Coregonus* sp.
- Gobio gobio*
- Scardinius erythrophthalmus*
- Blicca björkna*
- Ameiurus nebulosus* 1. Phase
- Anguilla vulgaris*
- Lophius piscatorius*

Bei andern Arten bestehen zwischen bestimmten Hirnteilen wesentliche, d.h. statistisch gesicherte Unterschiede in der Wachstumsintensität. Diese Differenzen müssen jedoch bei den verschiedenen Arten nicht dieselben Hirnteilpaare betreffen (Tabelle 17).

An den insgesamt 15 Fällen von gesicherten Wachstumsunterschieden zwischen zwei Hirnteilen ist 11mal das *Tectum opticum* beteiligt. Es steht 5mal dem Stammrest, 4mal dem Cerebellum und 2mal dem Telencephalon gegenüber. Stets ist es der langsamere wachsende Hirnteil. Das *Tectum opticum* wächst also bei 12 untersuchten Arten entweder gleich rasch, oder langsamer als die übrigen Hirnteile, was mit den Befunden von *Matsui* übereinstimmt.

Das *Cerebellum* unterscheidet sich in 7 Fällen von andern Hirnteilen, und zwar 2mal vom Telencephalon, 3mal vom *Tectum opticum* und 1mal vom Stammrest. Es ist immer der rascher wachsende Hirnteil. Das *Cerebellum* wächst also entweder gleich rasch oder rascher als die andern Hirnteile.

Der *Stammrest* weist in ebenfalls 7 Fällen einen wesentlichen Unterschied in der Wachstumsgeschwindigkeit auf. Bei 5 Arten

Tabelle 17. Hirnteilpaare mit wesentlichen Wachstumsunterschieden.

Art	rascher wachsender Hirnteil	langsamer wachsender Hirnteil
Esox lucius	Telencephalon	Cerebellum
	Tectum opticum	Cerebellum
Leuciscus rutilus	Tectum opticum	Stammrest
Abramis brama	Tectum opticum	Cerebellum
	Tectum opticum	Stammrest
Squalius cephalus	Tectum opticum	Telencephalon
	Tectum opticum	Stammrest
Barbus fluviatilis	Telencephalon	Cerebellum
Ameiurus nebulosus 2. Phase	Tectum opticum	Stammrest
Perca fluviatilis 1. Phase	Tectum opticum	Telencephalon
	Tectum opticum	Cerebellum
	Stammrest	Telencephalon
	Stammrest	Cerebellum
Perca fluviatilis 2. Phase	Tectum opticum	Stammrest
Batrachus didactylus	Tectum opticum	Cerebellum

wächst er rascher als das Tectum opticum, bei einer Art langsamer als das Telencephalon und bei einer Art langsamer als das Cerebellum.

In nur 5 Fällen ist das Wachstum des *Telencephalon* signifikant different von dem der andern Hirnteile. Bei zwei Arten wächst das Vorderhirn rascher als das Tectum opticum, bei zwei Arten langsamer als das Cerebellum und in einem Fall rascher als der Stammrest.

Die Streuungen der Hirnteilgewichte um die Regressionsgeraden, ausgedrückt in % des Mittelwerts, sind zum Teil recht beträchtlich (vgl. Tabellen 10–16). Fehlerquellen sind:

1. Individuelle Abweichungen im Bau des Gehirns,
2. Fehler bei Präparation und Teilung der Gehirne,
3. Wägefehler.

Diese 3 Fehlerquellen lassen sich im Resultat nicht auseinanderhalten. Es ist anzunehmen, daß die größte bei der Präparation und Teilung zu suchen ist.

Zusammenfassend kann über das Wachstum der einzelnen Hirnteile folgendes gesagt werden:

Das Gewicht der einzelnen Hirnteile nimmt, wie das Totalhirngewicht, im Verhältnis zum Körpergewicht nach dem Gesetz der einfachen Allometrie zu.

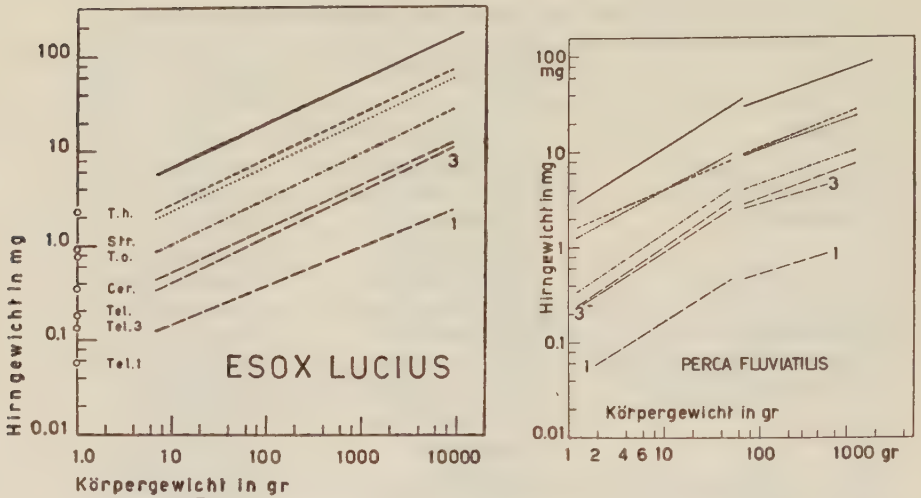


Abb. 13 und 14. Das Wachstum der Hirnteile und des Totalhirns von *Esox lucius* und *Perca fluviatilis*. Logarithmische Darstellung.

Die zahlenmäßigen Unterschiede in der Wachstumsintensität der einzelnen Hirnteile erweisen sich bei statistischer Prüfung in den meisten Fällen als nur zufallsbedingt.

Das Tectum opticum wächst entweder gleich rasch oder langsamer als die andern Hirnteile. Das Cerebellum wächst entweder gleich rasch oder rascher als die andern Hirnteile. Vorderhirn und Stammrest wachsen meistens gleich rasch und nur in seltenen Fällen rascher oder langsamer als die andern Hirnteile.

Die Verhältnisse der einzelnen Hirnteile zueinander und zum Totalhirn sind also bei jedem Abszissenwert ungefähr dieselben. Dieser Umstand ist sehr wichtig für die folgenden Ausführungen, denn nur er gibt uns beim Fehlen von Adultgewichtswerten die Möglichkeit von wenigstens approximativen Zahlenangaben über die Gewichtsanteile der einzelnen Hirnabschnitte am Totalhirn.

Zusammenfassung

Auf Grund von Hirn- und Körpergewichtsbestimmungen wird bei 14 Knochenfischarten das Wachstum des Totalhirns und seiner Teile als Funktion des Wachstums des Gesamtorganismus dargestellt. Das relative Wachstum des Gehirns und seiner Teile verläuft nach dem Gesetz der einfachen Allometrie. Die Werte der Allometrikonstanten variieren zwischen 0,23 und 0,74. Ein Zusammenhang zwischen relativem Hirngewicht und phylogenetischer Ranghöhe der untersuchten Arten ist nicht zu erkennen. Das Hirngewicht scheint deshalb bei den rezenten

Knochenfischen kein Kriterium der Ranghöhe zu sein, sondern scheint eher mit den oekologischen Bedingungen und dem Aktivitätsgrad der einzelnen Arten in Zusammenhang zu stehen. Benthische, inaktive Formen besitzen ein niedrigeres relatives Hirngewicht als nektontische, aktive Formen.

Summary

The author has shown in 14 bony fishes that the increase of the weight of the brain and its parts is a function of the growth of the body as a whole. The relative growth of the brain and its parts follows the law of simple allometry. The values of the constants of allometry vary between 0.23 and 0.74. There is no relation between the relative brain weight and the phylogenetic range of the species examined. As there is in the modern bony fishes no relation of the brain weight to the phylogenetic range, the brain weight seems to be related to ecologic conditions and to the amount of activity in the species concerned. Benthic inactive species have a lower relative brain weight than nectontic active species.

Résumé

En se basant sur la détermination du poids du cerveau et du poids du corps chez 14 espèces de poissons osseux, l'auteur envisage la croissance du cerveau et de ses parties en fonction de la croissance de l'organisme entier. La croissance relative du cerveau et de ses parties s'effectue selon les lois de l'allométrie. Les valeurs des constantes allométriques varient entre 0,23–0,74. On ne peut reconnaître de relation entre le poids relatif du cerveau et le degré phylogénique du développement des espèces envisagées; le poids du cerveau ne peut pas servir de critère pour établir une répartition des poissons osseux dans la phylogénèse; il semble par contre offrir certains rapports avec les conditions écologiques et avec le degré d'activité des différentes espèces. Les formes benthiques, inactives présentent un poids cérébral relatif plus bas que les formes nektontiques, actives.

Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel

QUANTITATIVE UNTERSUCHUNGEN ÜBER
DAS GEHIRN DER KNOCHENFISCHE,
MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG
SEINES RELATIVEN WACHSTUMS¹

Von WOLFGANG GEIGER

2. TEIL

¹ Acta anat. Vol. 26, No. 2, 1956.

Inhaltsverzeichnis

III. Die quantitative Beteiligung der Hirnabschnitte an der Zusammen-	
setzung des Totalhirns	325
A. Einleitung	325
1. Die Vergleichbarkeit der Hirnteilgewichte	325
2. Material	326
3. Diskussion der Hirnteile	326
B. Ergebnisse	327
1. Die Gewichte der Hirnteile in Prozents des Totalhirngewichts .	327
2. Die gewichtsmäßige Rangfolge der Hirnteile innerhalb des Total-	
hirns	327
3. Aufstellung von Hirntypen	329
IV. Die Interpretation der quantitativen Unterschiede in der Zusammen-	
setzung des Gehirns	334
A. Einleitung	334
B. Ergebnisse	339
1. Die relative Größe des Cerebellum	340
2. Das Gewichtsverhältnis von Telencephalon und Tectum opticum,	
unter Berücksichtigung des Ausbildungsgrads der Geschmacks-	
zentren	341
V. Allgemeine Ergebnisse	344
Zusammenfassung	347
Literatur	349

III. Die quantitative Beteiligung der einzelnen Hirnabschnitte an der Zusammensetzung des Totalhirns

A. Einleitung

1. Die Vergleichbarkeit der Hirnteilgewichte

Vergleicht man die quantitativen Anteile der einzelnen Hirnabschnitte am Totalhirn miteinander, so stellt sich die Frage, ob es sich um einen Vergleich der verschiedenen Teile des Gehirns *einer Art* handelt, oder ob dieselben Hirnteile bei *verschiedenen Arten* vergleichend betrachtet werden sollen.

Im ersten Falle lassen sich die Gewichtsanteile der Hirnabschnitte in Prozenten des Totalhirns angeben. Die Prozentzahlen könnten prinzipiell bei jedem beliebigen Abszissenwert (Körpergewichtswert) ausgerechnet werden, da aber die Regressionsgeraden der Hirnteile untereinander nicht völlig parallel verlaufen, sind die Mittelwerte aus sämtlichen Gewichten der entsprechenden Hirnteile, d.h. die Schwerpunkte der Regressionsgeraden, allen andern Punkten auf den Geraden vorzuziehen, insbesondere den Schnittpunkten der Geraden mit der Ordinate von $x = 1$ (Wachstumsanfangsindex b) oder den Hirnteilgewichtswerten bei Endkörpergewicht.

Im zweiten Falle, beim Vergleich bestimmter Teile der Gehirne verschiedener Arten, sind Prozentualwerte nicht verwendbar. Die 100 % des Totalhirns einer Art mit einem Gehirn, dessen Teile in einem bestimmten Größenverhältnis zueinander stehen, sind nicht gleichwertig den 100 % des Totalhirns einer zweiten Art, dessen Hirnteile untereinander ein anderes Größenverhältnis aufweisen.

Portmann [1946] und *Wirz* [1950] vergleichen bei Vögeln und Säugetieren einander entsprechende Hirnteile verschiedener Gruppen, indem sie die Massen der betreffenden Hirnteile auf die Masse des Stammrests, d.h. des Elementarapparates, eines Vogels oder Säugers niedrigster Organisationsstufe, aber vom gleichen Körpergewicht wie die zu untersuchende Form, beziehen. Es wurde bereits dargelegt, weshalb der Stammrest der Fische sich nicht als Bezugsgröße für andere Hirnteile, als Basis zur Berechnung intrazerebraler Indices, verwenden läßt (siehe S. 125 [1. Teil]). Könnte aber ein Hirnteil gefunden und isoliert werden, der funktionell dem Stammrest von *Portmann* entspräche, so müßte man, um die Hirnteile verschiedener Arten auf ihn beziehen zu können, für alle diese Arten verwendbare «Grundgeraden» finden, entsprechend den Grundzahlen von *Portmann*. Diese Grundgeraden, logarithmierte Wachstumskurven der Stammreste von Formen niedrigster Organisationsstufe, dürften, um exakte Indices liefern zu können, in ihrer Neigung (α) von den Neigungen der auf sie zu beziehenden Hirnteilgeraden nicht wesentlich verschieden sein. (Auf die Schwierigkeiten, nicht parallel verlaufende Geraden miteinander zu vergleichen, wurde bereits auf S. 147 [1. Teil] hingewiesen.) Wie die bisherigen Untersuchungen zeigten, sind diese Bedingungen nicht erfüllt. Es könnten höchstens Indices auf Grund des arteigenen Stammrests aufgestellt werden, was aber verlangen würde, daß diese Stammreste wirklich frei von Anteilen höherer Integrationsorte wären (Leitungsbahnen und Schaltstellen von solchen). Dies ist bei den Gegebenheiten des Bauplans des Gehirns nicht möglich und kann auch präparatorisch nicht verwirklicht werden. (Der Stammrest von *Portmann* enthält ebenfalls solche, höheren Zentren zugehörige Elemente, wenn

auch in relativ geringerem Maß. Zudem werden sie durch Verwendung der Grundzahlen als Basis der Indices für Tiere gleichen Körpergewichts gleichgesetzt.)

Da ein anderes Bezugssystem noch nicht gefunden wurde, sind wir gezwungen, auf die Prozentwerte zurückzugreifen. Allerdings sollen, wie später dargelegt wird, nicht die Prozentzahlen selber (100 % = Totalhirn), sondern nur aus ihnen resultierende Größenordnungsangaben Verwendung finden.

2. Material

Die Untersuchung erstreckt sich auf dieselben Arten, welche bereits bei der Analysierung des Hirnwachstums Verwendung gefunden haben. Um ausgedehntere Vergleichsmöglichkeiten zu schaffen, sind noch einige Exemplare folgender Arten miteinbezogen worden:

Calamoichthys calabaricus	Merluccius merluccius
Salmo irideus	Eupomotis gibbosus
Tinca vulgaris	Balistes capricus
Silurus glanis	Batrachus didactylus
Lota vulgaris	Lophius piscatorius.

3. Diskussion der Hirnteile

a) Telencephalon, Tectum opticum und Cerebellum

Im Grunde sind nur das Vorderhirn und das Tectum opticum als Integrationsorte miteinander vergleichbar. Beide Hirnteile sind primäre Zentren je eines der Orientierung und der Nahrungssuche der Fische dienenden Fernsinnes. Das Kleinhirn ist ein in seinen Funktionen umstrittener Hirnteil. Es ist zwar kein primäres Zentrum eines definierten Sinnesgebiets, aber es kann durchaus als dritter zu vergleichender Hirnabschnitt beigezogen werden, da es im großen und ganzen als der für die Motilität verantwortliche Apparat angesehen wird; demzufolge scheint seine massenmäßige Entwicklung mit der Lebensweise der entsprechenden Arten in Zusammenhang zu stehen.

b) Stammrest

Der Stammrest, wie er bei der in der vorliegenden Arbeit angewendeten Trennungsmethode in Erscheinung tritt, stellt nur einen indirekt durch die Abtrennung der andern Hirnteile bedingten Restteil dar.

In der Medulla oblongata sind u. a. die Zentren von zwei für die Auseinandersetzung des Fisches mit der Umwelt wichtigen Fernsinnen enthalten:

1. Die Kerngebiete des speziellen viszero-sensiblen Systems (VII, IX, X), welches die Geschmacksreize von der Mund- und Rachenschleimhaut, vom Kiemenapparat, aber auch von der Körperoberfläche her (Barteln, Haut des Kopfgebiets und bei gewissen Arten des ganzen Rumpfs) übermittelt.

2. Die Kerngebiete des speziellen somato-sensiblen Systems (VII, X), das einerseits das Labyrinth als statoakustisches Organ innerviert, andererseits den als Ferntastorgan zur Perzeption von Erschütterungs- und Strömungsreizen dienenden Seitenlinienapparat versorgt (Cordier [1939]).

Der Ausbildungsgrad der speziellen viszero-sensiblen Kerngebiete (der Lobi faciales, welche bei Cypriniden und Siluriden zum Lobus impar verwachsen können,

und der Lobi vagales) bestimmt weitgehend Form und Größe der Medulla oblongata, welche den Hauptanteil am Stammrest liefert. Es liegt deshalb die Vermutung nahe, daß bei Arten mit hohem prozentualem Anteil des Stammrests und gleichzeitig geringem Anteil des Kleinhirns am Totalhirn, dem Geschmackssinn innerhalb der dem Fisch zur Verfügung stehenden Fernsinne eine besonders große Bedeutung zukommt. Auch bei starker Entwicklung des Riechhirns oder des Tectum opticum wird ja auf eine entsprechende Ausbildung des Geruchsinns, resp. Gesichtssinns geschlossen. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß die Masse des Stammrests schlechthin als Gradmesser für die Beteiligung des Geschmackssinns an der Orientierung und am Auffinden der Nahrung betrachtet werden darf. Bei einem in funktioneller Hinsicht so komplexen Hirnteil, wie ihn der Stammrest darstellt, können detaillierte Zahlenangaben nur auf Grund quantitativ auswertbarer histologischer Schnittserien gemacht werden¹. Diese Art von Hirnteilanalyse würde aber über die Grenzen der vorliegenden Studie hinausgehen.

Das Hauptgewicht bei der vergleichenden Betrachtung des Stammrests muß also weniger auf seine Masse gelegt werden als auf seinen morphologischen Aspekt. Da die primären Geschmackszentren (L. faciales und L. vagales) als deutliche Verdickungen der Flügelplatten der Medulla oblongata sichtbar sind, ist ihr Ausbildungsgrad leicht abschätzbar. Schwieriger zu beurteilen sind die Areae acustico-laterales, die primären Zentren des stato-akustischen und des Lateralissystems, welche von der Crista cerebellaris überwuchert sind. Eine starke Ausbildung der Areae acustico-laterales tritt jedoch stets mit einer entsprechend starken Entwicklung des Kleinhirns auf, so daß aus dem Gewicht des Kleinhirns auf die Masse der Areae acustico-laterales und damit auch auf die Wichtigkeit der Seitenlinienorgane und des Labyrinths geschlossen werden kann.

B. Ergebnisse

1. Die Gewichte der Hirnteile in Prozenten des Totalhirngewichts.

Die prozentualen Anteile der Hirnabschnitte am Totalhirn sind in Tabelle 18 zusammengestellt. Da wir aber, wie schon erwähnt, Prozentzahlen nicht als Vergleichswerte für die massenmäßige Vertretung bestimmter Hirnteile bei verschiedenen Arten verwenden dürfen, und weil wir ein anderes, besseres Bezugssystem noch nicht besitzen, müssen wir uns darauf beschränken, auf Grund der Prozentzahlen für jede Art eine Rangfolge der Hirnteile aufzustellen. Wir können somit nur sagen, welcher Hirnteil bei welchen Arten der größte ist, welcher der zweitgrößte usw.

2. Die gewichtsmäßige Rangfolge der Hirnteile innerhalb des Totalhirns.

Bei allen untersuchten Arten ist der Stammrest weitaus der größte Hirnteil. Nur bei *Calamoichthys calabaricus* wird seine

¹ Vgl. W. Fritz, 1949.

Größe von einem andern Hirnteil, dem Telencephalon, erreicht. Das Gehirn von *Calamoichthys* erinnert in seinem Aufbau stark an dasjenige der Amphibien. *Latimer* [1946] gibt für *Rana pipiens* folgende Prozentzahlen: Prosencephalon (Bulbi olf., Lobi olf. und Diencephalon) 50,5%, Mesencephalon 24,0%, Cerebellum und Medulla oblongata zusammen 25,5% des Totalhirns. Ähnliche Verhältnisse scheinen auch bei den Dipnoern zu herrschen. Wir besitzen nur eine aus technischen Gründen leider unsichere Analyse von *Protopterus annectens*: Tel. 59,2%; T.o. 3,57%; Cer. 5,33%; Str. 32,0%.

Tabelle 18. Das Gewicht der Hirnteile in % des Totalhirngewichts (Mittelwerte).

Art	Tel. $\pm \sigma$	T.o. $\pm \sigma$	Cer. $\pm \sigma$	Str. $\pm \sigma$	N
B	30,05 $\pm$ 2,73	20,93 $\pm$ 4,01	11,25 $\pm$ 4,03	35,18 $\pm$ 5,82	4
C	43,52 $\pm$ 2,68	5,87 $\pm$ 2,21	7,24 $\pm$ 4,15	43,37 $\pm$ 3,15	5
An	18,51 $\pm$ 0,52	10,72 $\pm$ 1,51	14,63 $\pm$ 1,66	56,19 $\pm$ 2,54	74
Av	28,56 $\pm$ 2,40	10,84 $\pm$ 1,52	20,50 $\pm$ 1,18	40,19 $\pm$ 2,42	35
Lv	17,56 $\pm$ 3,23	11,05 $\pm$ 1,24	16,40 $\pm$ 0,96	56,50 $\pm$ 0,67	4
Bf	12,48 $\pm$ 1,74	11,02 $\pm$ 1,93	32,42 $\pm$ 2,75	43,24 $\pm$ 3,19	18
Sg	17,30	10,00	25,90	47,00	2
Mg	15,52 $\pm$ 3,33	33,80 $\pm$ 2,14	12,20 $\pm$ 1,56	38,45 $\pm$ 1,96	6
Bd	15,16 $\pm$ 2,02	21,46 $\pm$ 2,43	7,34 $\pm$ 1,35	56,04 $\pm$ 3,57	12
Lp	7,50 $\pm$ 1,51	31,64 $\pm$ 3,01	6,99 $\pm$ 4,10	53,80 $\pm$ 4,98	30
Si	8,66 $\pm$ 0,73	31,71 $\pm$ 2,95	21,62 $\pm$ 1,81	37,23 $\pm$ 1,18	6
Cw	9,56 $\pm$ 0,97	28,21 $\pm$ 1,89	22,78 $\pm$ 1,60	39,60 $\pm$ 2,83	36
El	7,67 $\pm$ 1,49	34,28 $\pm$ 2,36	16,54 $\pm$ 3,46	41,55 $\pm$ 2,44	27
Gg	11,72 $\pm$ 1,33	23,13 $\pm$ 1,93	17,84 $\pm$ 1,38	47,25 $\pm$ 3,99	48
Lr	12,31 $\pm$ 1,07	27,52 $\pm$ 2,00	18,42 $\pm$ 1,84	41,83 $\pm$ 4,15	50
Se	10,96 $\pm$ 1,94	29,29 $\pm$ 1,63	18,84 $\pm$ 1,30	40,76 $\pm$ 2,12	30
Pf	10,37 $\pm$ 1,57	36,86 $\pm$ 3,43	14,50 $\pm$ 1,88	38,59 $\pm$ 2,59	98
Mm	8,27 $\pm$ 0,56	25,50 $\pm$ 0,32	20,70 $\pm$ 1,45	45,40 $\pm$ 1,18	7
Sc	15,00 $\pm$ 1,87	21,91 $\pm$ 1,16	21,65 $\pm$ 1,99	41,16 $\pm$ 1,99	17
Bb	12,81 $\pm$ 1,11	22,42 $\pm$ 1,77	22,96 $\pm$ 1,99	41,81 $\pm$ 2,19	44
Ab	10,63 $\pm$ 1,40	20,48 $\pm$ 1,76	21,23 $\pm$ 1,95	47,31 $\pm$ 2,71	29
Tv	10,51 $\pm$ 2,46	16,15 $\pm$ 1,87	24,50 $\pm$ 2,79	48,00 $\pm$ 4,94	5

N = Anzahl Individuen σ = Streuung

Der gewichtsmäßigen Vorherrschaft des Stammrests soll aber nicht zu viel Bedeutung beigemessen werden, da es sich um den bei der Abtrennung der andern Hirnteile übriggebliebenen Hirnrest handelt, der aus technischen Gründen nicht weiter in seine ver-

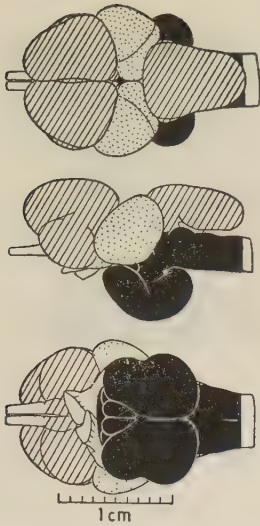


Abb. 15. *Balistes capriscus*
Typus 1.

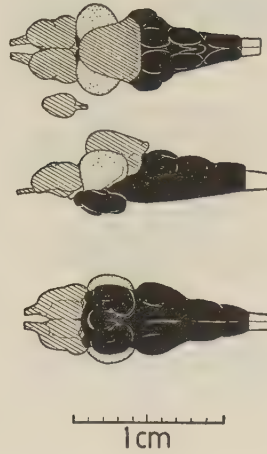


Abb. 16. *Ameiurus nebulosus*
Typus 2.

Abb. 15–18: Haupttypus A. Abb. 19–27: Haupttypus B.

Abb. 15–27. Gehirne in Dorsal-, Lateral- und Ventralansicht. Ausführung proportionengetreu, mit Zeichenokular. Schraffiert: Vorderhirn und Kleinhirn; Punktiert: Tectum opticum; Schwarz: Stammrest.

Körpergewichte:

B	300 g	Bd	700 g	Pf	?
An	62 g	Cw	245 g	Sc	500 g
Av	530 g	Lr	110 g	Ab	420 g
Bf	?	Se	130 g	Bb	140 g
		Gg	12 g		

schiedenen funktionellen Bezirke unterteilt werden konnte. Hingegen wird noch untersucht werden müssen, in welchem Umfang er bei den verschiedenen Arten dominierend ist.

Telencephalon, Tectum opticum und Cerebellum aber stehen, wie schon die äußere Form der Gehirne vermuten läßt, bei den verschiedenen Arten in stark wechselnden Gewichtsverhältnissen zueinander. Der Umstand, daß gewisse Arten in der Rangfolge der Hirnteile übereinstimmen, führte dazu, auf Grund der verschiedenen Zusammensetzungsarten des Gehirns eine Anzahl bestimmter Typen aufzustellen.

3. Aufstellung von Hirntypen.

Zunächst können zwei *Haupttypen* unterschieden werden:

A. Arten mit Gehirnen, deren Vorderhirn größer ist als das Tectum

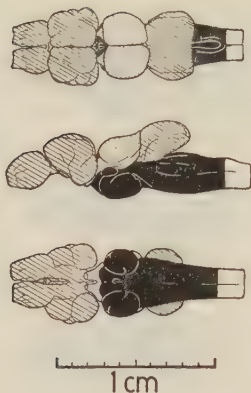


Abb. 17. *Anguilla vulgaris*
Typus 2.

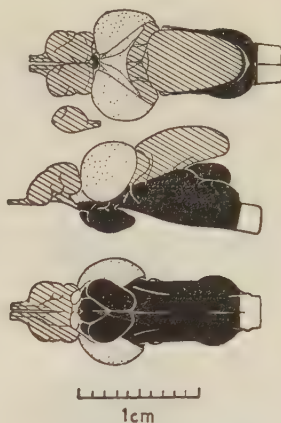


Abb. 18. *Barbus fluviatilis*
Typus 3.

opticum, deren Geruchszentren also die optischen an Bedeutung überragen. Darunter fallen Typus 1, 2, 3¹. Diese drei Typen werden durch das Verhältnis des Kleinhirns zu den beiden vorerwähnten Hirnteilen bestimmt.

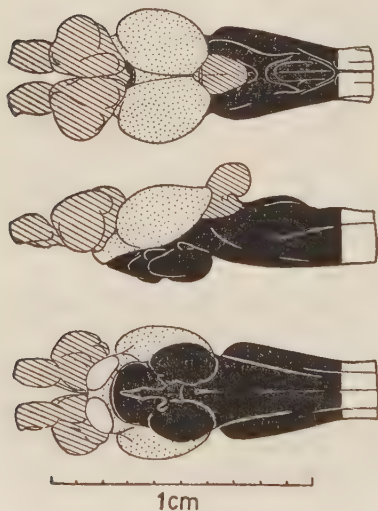


Abb. 19. *Batrachus didactylus*
Typus 4.

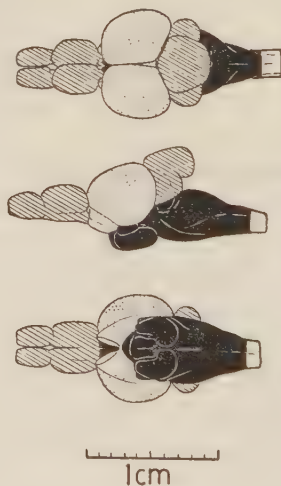


Abb. 20. *Coregonus* sp.
Typus 5.

¹ Die Numerierung der Typen ist rein klassifikatorischer Natur.

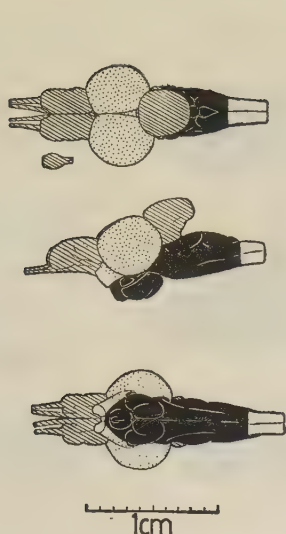


Abb. 21. *Leuciscus rutilus*
Typus 5.

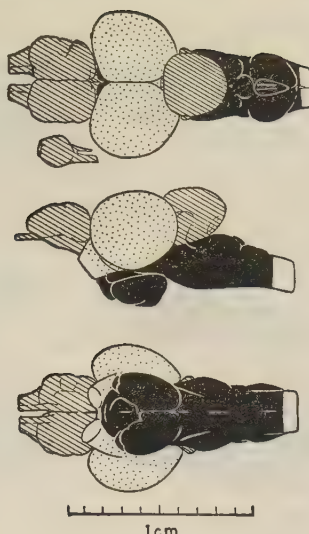


Abb. 22. *Scardinius erythr.*
Typus 5.

B. Arten mit Gehirnen, deren Vorderhirn kleiner ist als das Tectum opticum. Diese Gruppe umfaßt die Typen 4–7, welche ihrerseits wieder durch den Anteil des Kleinhirns unterschieden werden.

Haupttypus A: Vorderhirn größer als Tectum opticum.

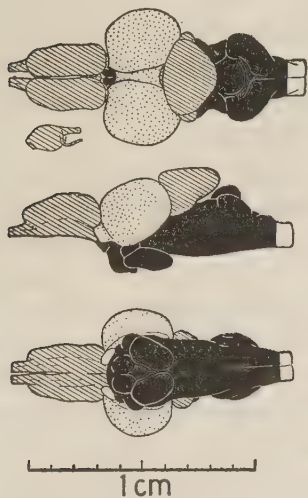


Abb. 23. *Gobio gobio*
Typus 5

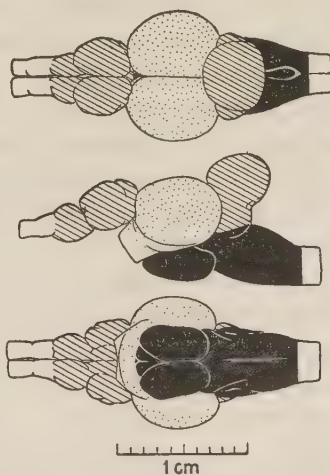


Abb. 24. *Perca fluviatilis*
Typus 5.

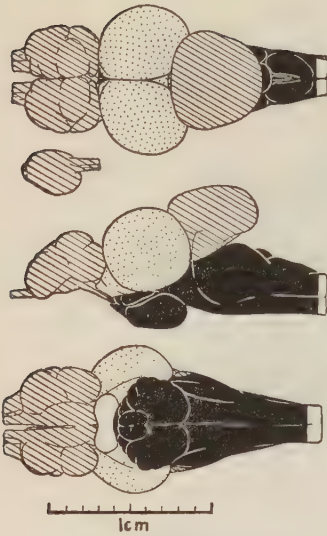


Abb. 25. *Squalius cephalus*
Typus 6.

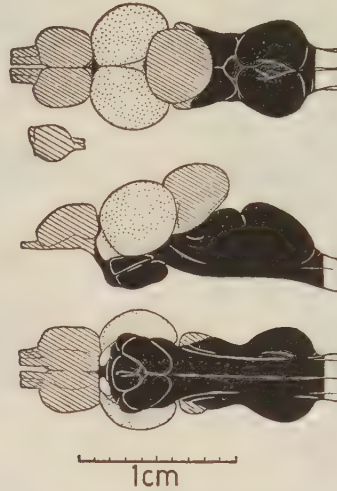


Abb. 26. *Abramis brama*
Typus 6.

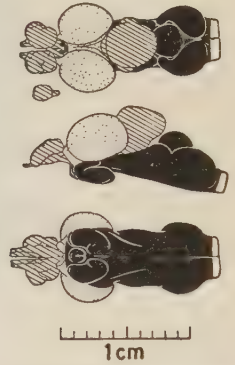


Abb. 27. *Blicca björkna*
Typus 6.

Typus 1: Am größten Vorderhirn¹, kleiner Tectum opt., am kleinsten Kleinhirn. Vertreter: *Balistes* (Einzelwerte).

Typus 2: Am größten Vorderhirn, kleiner Kleinhirn, am kleinsten Tectum opticum. Vertreter: *Calamoichthys* (Einzelwerte), *Ameiurus*, *Anguilla*, *Lota* (Einzelwerte).

Typus 3: Am größten Kleinhirn, kleiner Vorderhirn, am kleinsten Tectum opticum. Vertreter: *Barbus* (Mittelwert der Vorderhirnzahlen von demjenigen der Tectum-opticum-Werte nicht wesentlich verschieden), *Silurus* (Einzelwerte).

Haupttypus B: Vorderhirn kleiner als Tectum opticum.

Typus 4: Am größten Tectum opticum, kleiner Vorderhirn, am kleinsten Kleinhirn. Vertreter: *Eupomotis* (Einzelwerte), *Batrachus*, *Lophius*.

Typus 5: Am größten Tectum opticum, kleiner Kleinhirn, am kleinsten Vorderhirn. Vertreter: *Salmo* (Einzelwerte), *Coregonus*, *Esox*, *Gobio*, *Leuciscus*, *Scardinius*, *Merluccius* (Einzelwerte), *Perca*.

Typus 6: Gleich groß Tectum opticum und Kleinhirn, kleiner Vorderhirn. Vertreter: *Squalius*, *Blicca*, *Abramis*.

¹ Der Stammrest als ohnehin immer größter Hirnteil wird in dieser Zusammenstellung nicht aufgeführt. Die als «größte» Hirnteile bezeichneten Abschnitte sind also in Wirklichkeit die zweitgrößten usw.

Typus 7: Am größten Kleinhirn, kleiner Tectum opticum, am kleinsten Vorderhirn. Vertreter: *Tinca* (Einzelwerte).

Zu Typus 6 ist zu bemerken, daß bei dessen Vertretern sich die Regressionsgeraden des Tectum opticum und des Kleinhirns überkreuzen, so daß am Anfang des Wachstums das Tectum opticum kleiner ist als das Kleinhirn, während sich später das Verhältnis zu Gunsten des optischen Dachs ändert. Die Regressionskoeffizienten der beiden Geraden sind aber voneinander nicht wesentlich verschieden, ebensowenig die Prozentmittelwerte der beiden Hirnteile. Nach den genauen Zahlenwerten tendieren die unter Typus 6 vereinigten Arten zwar gegen Typus 7 (Kleinhirn größer als Tectum opticum), aber je nach der Art der Verteilung der Einzelwerte auf den Geraden (vor oder nach dem Kreuzungspunkt) nähern sich die Prozentzahlen auch jenen von Typus 5. Bei Erreichung des Maximalkörpergewichts gehören die drei Arten von Typus 6 jedenfalls Typus 5 an.

Die Prozentmittelwerte von *Balistes*, *Calamoichthys*, *Lota*, *Silurus*, *Eupomotis*, *Salmo*, *Merluccius* und *Tinca*, die zur Einteilung dieser Arten in die entsprechenden Typen geführt haben, basieren auf sehr knappen Stichproben. Sie können nur verwendet werden, wenn man annimmt, daß bei diesen Arten die Wachstumsverhältnisse der einzelnen Hirnteile untereinander dieselben sind, wie bei den andern, genauer untersuchten Arten, d.h., daß angenäherte Proportionalität herrscht. Man darf sich fragen, ob diese Hypothese gestattet ist, ob aus den Resultaten von nur 14 auf den Verlauf ihrer Hirnteilkurven untersuchten Arten auf die Gesamtheit der Teleostier geschlossen werden darf. Die Möglichkeiten eines Irrtums in der Typenzugehörigkeit werden zwar stark beschränkt durch den Umstand, daß nicht mit den Prozentmittelwerten selber, sondern lediglich mit den daraus resultierenden Rangnummern der Hirnteile gearbeitet wird. Es ist aber denkbar, daß sich bei genauer Untersuchung der Arten, welche zur Zeit nur durch Einzelwerte belegt sind, Veränderungen in den Typenzugehörigkeiten ergeben könnten.

Bei der Annahme, daß der Stammrest stets den größten Teil des Totalhirns für sich beansprucht, also nur die 3 andern Hirnteile in ihren Rängen variieren, bestehen 6 Möglichkeiten von verschiedenen Hirntypen. Diese treten alle im vorliegenden Material auf. (Typus 1, 2, 3, 4, 5 und 7.) Es können aber auch diese 3 Hirnteile oder 2 davon gleich schwer sein, was 7 weitere mögliche Hirntypen ergibt. Ein solcher ist Typus 6.

Ein Mitvariieren der Stellung des Stammrests hätte die Entstehung einer noch bedeutend größeren Anzahl theoretischer Hirntypen zur Folge. Außer dem Gehirn von Calamoichthys, dessen Stammrest in seinem Gewicht vom Vorderhirn erreicht wird, deutet im vorliegenden Material nichts darauf hin, daß der Stammrest auch bei andern Actinopterygiern durch einen andern Hirnteil aus seiner gewichtsmäßigen Vorherrschaft verdrängt sei. Vermutlich liegen aber auch bei Polypterus solche amphibienähnliche Verhältnisse vor, während bei den Mormyriden das Kleinhirn den Stammrest an Gewicht weit übertreffen muß. Solche Verhältnisse dürften jedoch unter den Actinopterygiern als Ausnahmen gelten.

Eine Vermehrung der Hirnanalysenzahl bei den nur stichprobenmäßig behandelten Arten, sowie die Untersuchung von Vertretern weiterer, noch nicht berührter systematischer Gruppen würde zeigen, wie weit der Versuch einer Typisierung der Gehirne auf quantitativer Grundlage innerhalb der Teleostier sich bewährt. Wie bei vielen derartigen biologischen Ordnungsversuchen ist auch hier mit einem System voll gleitender Übergänge zu rechnen, aus dem sich aber einige besonders charakteristische, gut definierbare Typen herausgreifen lassen werden.

Eine solche Typisierung der Hirnformen ist aber erst sinnvoll, wenn die den einzelnen Typen angehörenden Arten besondere Eigenschaften aufweisen, welche in deutlichem Zusammenhang mit der Hirnstruktur stehen. Es handelt sich also darum, abzuklären, ob und inwieweit zwischen der quantitativen Zusammensetzung des Gehirns und der systematischen Stellung, den Lebensgewohnheiten, dem Aufenthaltsmilieu usw. der entsprechenden Arten Beziehungen gefunden werden können.

IV. Die Interpretation der quantitativen Unterschiede in der Zusammensetzung des Gehirns

A. Einleitung

Die auffallende Mannigfaltigkeit in der Ausbildungsweise des Gehirns bei den Teleostomen, die bei keiner andern Wirbeltiergruppe zu finden ist, hat verschiedene Hirnforscher zu Interpretationsversuchen angeregt.

Die meisten Autoren versuchten, die Gehirne nach ihrer äußeren Form in Typen einzuteilen und diese mit der systematischen Stellung der entsprechenden

Arten in Zusammenhang zu bringen und zu erklären (Rabl-Rueckhard [1882], Malme [1891], Lißner [1923]), oder gar auf Grund der Hirnstruktur eine eigene Systematik aufzustellen (Mayer [1864]). Die Ergebnisse dieser Arbeiten sind in den Untersuchungen von Kurepina und Pavlovsky [1946] zusammengefaßt. Die Tauglichkeit dieser vorwiegend systematischen Interpretation des Hirnbaus erweckt sogleich Zweifel deswegen, weil die Autoren anhand der Struktur ein und desselben Organs zu ganz verschiedenen Einteilungsarten kommen.

Bereits Baudelot [1870] wies darauf hin, daß die Unterschiede in der morphologischen Struktur der Gehirne lediglich bei der Einteilung der Großgruppen der «Fische» (Cyclostomen, Selachier, Ganoiden usw.) wertvolle Dienste leisten können. Lißner [1923] ging einen Schritt weiter und stellte neben den phylogenetischen Faktor, welcher die Grundform des Teleostomengehirns bestimme, einen oekologischen, der weitgehend für die graduellen Unterschiede innerhalb der Grundform verantwortlich sei.

Kurepina und Pavlovsky [1946] schließlich, die 47 Teleostierarten aus 25 Familien und 13 Unterordnungen auf die äußere Form des Gehirns hin untersuchten, kamen zum Schluß, daß ein Zusammenhang bestehe zwischen der Hirnform und der Lebenszone, in welcher die entsprechenden Arten sich aufhalten, einerseits und der Lebensweise andererseits. Sie teilen die Arten ein in:

1. pelagische und 2. neritische Fische, wobei sie die pelagischen Formen nach ihrer Art des Nahrungserwerbs unterteilen in:

a) Raubfische und b) passiv fressende (Filtrierung der Planktonmasse).

Bei den Uferbewohnern unterscheiden sie

a) frei schwimmende, nektontische, und b) benthische Formen. – Leider fehlen im sonst reichen Material die bathypelagischen Formen.

Alle pelagischen Formen besitzen nach K. und P. als gute Schwimmer und ausgesprochene Augentiere ein Gehirn mit außerordentlich stark entwickeltem Tectum opticum, wohlausgebildetem Kleinhirn und schwach entwickeltem Vorderhirn. Je nach der Nahrung ist die Medulla oblongata sozusagen undifferenziert (Räuber), oder sie besitzt mehr oder weniger stark hervorstehende Lobi vagales (Planktonfresser). *Mallotus villosus* und *Coregonus albula*, Arten welche sowohl räubern als Plankton fressen, stellen auch in Hinsicht auf die Hirnstruktur einen Mitteltypus zwischen reinen Räubern, wie den Dorschen, und reinen Planktonfressern, wie den Heringen, dar.

Das Gehirn der freischwimmenden, nektontischen Uferformen ist durch ein gut entwickeltes Vorderhirn, ein nicht besonders großes Tectum opticum, ein relativ kleines, aber gut differenziertes Cerebellum und eine oft stark differenzierte Medulla oblongata charakterisiert. Das Cerebellum kann sich bei besonders beweglichen Arten dieses Typus in Form und Größe demjenigen der pelagischen Arten nähern. Die Ausbildungsform des Gehirns der freischwimmenden Arten des Litorals leitet zur benthischen Gruppe über. Ihre Arten besitzen ein besonders gut entwickeltes und differenziertes Vorderhirn und eine ebensolche Medulla oblongata. Das Tectum opticum ist gut ausgebildet, aber das Cerebellum ist klein und knopfförmig.

Die für freischwimmende, neritische Arten typische Hirnform weisen *Blennius* sp., *Umbrina cirrosa*, *Sargus annularis* u. a. auf. Als Übergangsformen zum benthischen Typus werden *Gobius* sp. und *Lepadogaster* aufgeführt sowie die *Syngnathiden*. Zum benthischen Typus selber gehören im allgemeinen die *Blenniiden* und

die Scorpaeniden, aber ganz besonders typisch sind die Gehirne von *Uranoscopus scaber* und *Lophius piscatorius*. Auch die Pleuronectiden müssen hier angeschlossen werden.

Von den Süßwasserfischen, welche K. und P. untersucht haben, wird *Esox lucius* zu den pelagischen, aktiv jagenden Raubfischen gezählt, während *Misgurnus fossilis* und *Gobio gobio* unter die benthischen Formen fallen.

An den Cypriniden soll die Anpassungsweise der Hirnform an die Lebenszone der einzelnen Art von der nektontischen bis zur benthischen Form mit allen Übergängen besonders deutlich gezeigt werden:

Nekton:	<i>Rutilus rutilus</i> L. (<i>Leuciscus rutilus</i> L.)
	<i>Leuciscus idus</i> L. (<i>Idus melanotus</i> Heck?)
	<i>Leuciscus cephalus</i> L. (<i>Squalius cephalus</i> L.)
Benthos:	<i>Carassius carassius</i> L.
	↓ <i>Abramis brama</i> L.

Kurepina und *Pavlovsky* stützen sich bei der Beurteilung des Ausbildungsgrads der verschiedenen Hirnteile auf den äußeren Aspekt des Totalhirns. Das Gehirn der Wirbeltiere ist aber ein Hohlorgan, das auch im Innern zum Ausdruck kommende Entwicklungs- und Gestaltungsmöglichkeiten besitzt. Wohl manifestiert sich die massenmäßige Zunahme eines Hirnteils in der Regel als äußerlich sichtbare Verdickung, aber es ist zu erwarten, daß gleichzeitig auch im Innern des Gehirns Veränderungen in der Ausgestaltung der Ventrikelform auftreten. Diese entgehen bei der Beurteilung des Äußern dem Betrachter, wie z.B. der Ausbildungsgrad der *Tori semicirculares*. In gewissen Fällen ist es zwar möglich, von der Form der äußeren Teile auf die Größe darunter verborgen liegender Teile zu schließen. Es sei nur die vom *Tectum opticum* überdeckte *Valvula cerebelli* erwähnt.

Der anschließende Vergleich der Resultate von K. und P. und derjenigen der vorliegenden Untersuchungen soll zeigen, ob rein quantitative, auf Wägungen beruhende Analysen zu denselben Ergebnissen führen, wie eine Methode, die sich nur auf die äußere Morphologie des Totalhirns stützt.

Art	Formanalyse K. und P.	Gewichtsanalyse (Eigene Ergebnisse)	
<i>Esox lucius</i>	T.o. stark entwickelt, dominierend	1. Tectum opticum	34,28 %
	Cer. gut entwickelt, weit nach hinten ausladend	2. Cerebellum	16,45 %
	Tel. unbedeutend	3. Telencephalon	7,67 %
	Medulla oblongata schwach differenziert	Stammrest	41,55 %

Art	Formanalyse K. und P.	Gewichtsanalyse (Eigene Ergebnisse)	
Coregonus sp.	Verhältnis zwischen Tel. und T.o. wie bei Esox Cer. massiv, aufgerichtet Medulla oblongata differenzierter als bei Esox (Lobi vagales)	1. Tectum opticum 2. Cerebellum 3. Telencephalon Stammrest	28,21 % 22,78 % 9,56 % 39,60 %
Anguilla vulgaris	Tel. größer als T.o., stark gefurcht Cer. gut entwickelt Medulla oblongata differenziert, aber nicht besonders	1. Telencephalon 2. Cerebellum 3. Tectum opticum Stammrest	28,56 % 22,50 % 10,84 % 40,19 %
Leuciscus rutilus	T.o. besonders stark entwickelt Medulla oblongata gar nicht differenziert	1. Tectum opticum 2. Cerebellum 3. Telencephalon Stammrest	27,52 % 18,42 % 12,31 % 41,83 %
Squalius cephalus	Verhältnis zwischen T.o. und Tel. gleich wie bei Leuciscus Medulla oblongata differen- zierter als bei Leuciscus (Lobi vagales und Lobus impar)	1a. Tectum opticum 1b. Cerebellum 2. Telencephalon Stammrest	21,91 % 21,65 % 15,00 % 41,16 %
Abramis brama	T.o. kaum größer als Tel. Tel. stark entwickelt Cer. gut entwickelt, bei allen Cypriniden ungefähr gleich stark Medulla oblongata außer- ordentlich stark differenziert	1a. Cerebellum 1b. Tectum opticum 2. Telencephalon Stammrest	21,23 % 20,48 % 10,63 % 47,31 %
Gobio gobio	Tel. stark entwickelt und gefurcht T.o. normal ausgebildet Cer. klein und knopfförmig Medulla oblongata sehr groß und stark differenziert	1. Tectum opticum 2. Cerebellum 3. Telencephalon Stammrest	23,13 % 17,84 % 11,72 % 47,25 %
Lophius picatorius	gleicher Typus wie Gobio gobio	1. Tectum opticum 2a. Telencephalon 2b. Cerebellum Stammrest	31,64 % 7,50 % 6,99 % 53,80 %

Aus dem Vergleich der Resultate der beiden verschiedenen Untersuchungsarten von *Kurepina* und *Pavlovsky* einerseits und dem Autor andererseits geht folgendes hervor:

Bei den freischwimmenden Formen (sowohl den pelagischen als den neritischen) stimmen die Ergebnisse der beiden Arbeiten weitgehend überein.

Bei den benthischen Arten ist es nicht der Fall. Es sind dies die Arten, bei welchen der Medulla oblongata eine besonders große Bedeutung zukommt. Wie bereits erwähnt, ist die rein quantitative Untersuchungsweise mit den globalen Wägungen des Stammrests nicht imstande, die verschiedenartigen Differenzierungsmöglichkeiten der Medulla oblongata zu erfassen.

Im Beispiel von *Gobio gobio* zeigt sich ein Mangel der rein äußeren Betrachtungsweise der Hirnform, indem *Gobio gobio* zusammen mit *Lophius piscatorius* demselben Typus von Bodenfischen zugeordnet wird. Bei *Gobio* ist aber das Cerebellum dank einer gut entwickelten Valvula bedeutend größer als das Vorderhirn, während es bei *Lophius* die Größe des Vorderhirns kaum erreicht. Der Entwicklungsgrad der Valvula cerebelli könnte zwar bei genauer Betrachtung des Totalhirns auf Grund der beiden sichtlich auseinandergedrängten Lobi optici abgeschätzt werden (vgl. Abb. 23).

Es muß an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, daß K. und P. den Begriff des Benthos sehr weit fassen. *Gobio*, *Carassius* und *Abramis* sind keine eigentlichen benthischen, sondern nektonische Formen, welche lediglich durch die Bodennahrung, welche sie aufnehmen, an den Gewässergrund gebunden sind. Echte benthische Formen sind z.B. *Lophius* und die Gruppe der Plattfische. Die gewichtsmäßige Hirnanalyse zeigt denn auch sehr deutlich den Unterschied zwischen freischwimmenden Arten, welche auf Bodennahrung angewiesen sind, und wirklichen benthischen Arten. Dieser Unterschied liegt im relativen Gewicht des Kleinhirns (siehe S. 340). Dabei müssen benthische Formen keineswegs auf Bodennahrung spezialisiert, sondern können ausgesprochene Fischräuber sein, wie z.B. *Lophius*.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Die ergiebigste Methode zur Beurteilung der Bedeutung der einzelnen Zentren innerhalb des Totalhirns besteht in der Gewichtsbestimmung der isolierbaren Zentren bei gleichzeitiger äußerer Betrachtung der Hirnform zur Erfassung der nicht isolierbaren und deshalb nicht wägbaren Zentren.

B. Ergebnisse

Die von Kurepina und Pavlovsky vertretene Auffassung über die Interpretationsmöglichkeit der Hirntypen wird durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bestätigt.

Ein bestimmter Hirntypus kann einer Verwandtschaftsgruppe nur dann zugeordnet werden, wenn sämtliche Arten dieser Gruppe unter ähnlichen oekologischen Bedingungen leben und dieselben Lebensgewohnheiten aufweisen.

Das heißt also, daß die Struktur des Gehirns nicht mit dem Verwandtschaftsgrad der Arten zusammenhängt, sondern mit den oekologischen Bedingungen, unter welchen die Spezies leben und mit der Art und Weise, in welcher sie sich mit ihrer Umwelt auseinandersetzen.

Nahverwandte Arten können den verschiedensten Hirntypen angehören. – Beispiel: Cypriniden (siehe Abb. 28).

Verwandtschaftlich weit voneinander entfernte Arten können sehr ähnliche Hirnstrukturen aufweisen. – Beispiele: Typus 2, Typus 5 (siehe Abb. 28).

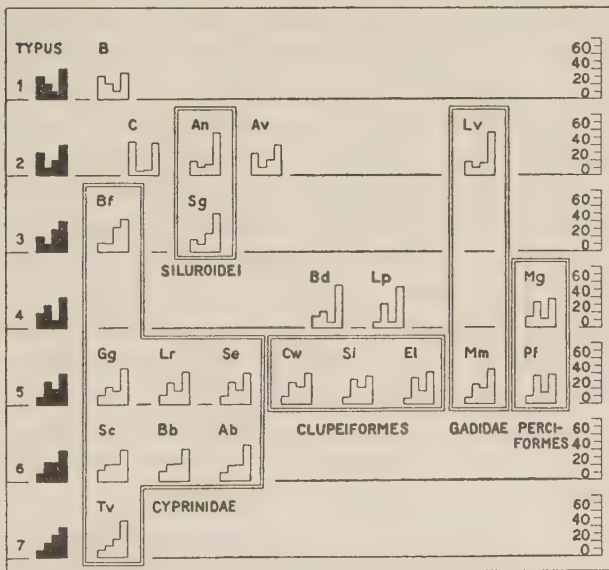


Abb. 28. Die prozentualen Anteile der Hirnabschnitte bei den untersuchten Arten. – Säulen von li. nach re.: Telencephalon, Tectum opticum, Cerebellum, Stammrest. – Klassierung nach Hirntypen (schwarz). Eingerahmt: Verwandtschaftsgruppen.

Prüft man die Arten, die mit einem Gehirn desselben Typus versehen sind, auf ihre Lebensweise und ihr Biotop, so zeigt es sich, daß sie darin weitgehend übereinstimmen.

1. Die relative Größe des Cerebellum.

Wir können die untersuchten Arten zunächst nach ihrer Zugehörigkeit zum Nekton oder zum Benthos in 2 verschiedene Gruppen einteilen. Diese unterscheiden sich in der relativen Größe des Kleinhirns. Dieser Unterschied ist bedingt durch die Verschiedenheit in der Fortbewegungsart und im Grad der Aktivität.

Unter die *nektontische Gruppe* fallen sämtliche Arten, welche zum freien Schwimmen befähigt sind. Die Vertreter dieser Gruppe besitzen alle ein relativ gut entwickeltes Kleinhirn. Es ist – außer bei *Balistes* – stets bedeutend schwerer als das Vorderhirn. In der Regel liegt sein Gewicht jedoch unter demjenigen des *Tectum opticum* (Typus 5), das es aber auch erreichen (Typus 6), oder – bei nachts aktiven Formen (Typus 3 und 7) – übertreffen kann.

Die *benthische Gruppe* umfaßt die Arten, welche als sehr ungeschickte Schwimmer meist auf dem Boden ruhen und sich entweder etappenweise, mit ruckartigen, kurzen Schwimmstößen vorwärtsbringen, oder, sich schlängelnd, über die Unterlage gleiten (Typus 2 und 4). *Eupomotis* ist keine ausgesprochen benthische Form, aber ein sehr ungeschickter Schwimmer. Arten wie *Barbus* und *Silurus* (Typus 3), *Gobio* (Typus 5), *Blicca* und *Abramis* (Typus 6), sowie *Tinca* (Typus 7) leben in oft unmittelbarer Nähe des Grundes des Litorals oder des Hypolimnions, aber sie sind nur durch die Nahrungssuche an den Boden gebunden und bewegen sich im übrigen frei darüber hin. Es sind recht geschickte und zum Teil ganz besonders aktive Schwimmer, die sich, wie z.B. *Gobio*, in dauernder Bewegung befinden. Sie werden deshalb, im Gegensatz zu der Einteilung von *Kurepina* und *Pavlovsky*, in der vorliegenden Arbeit zur Gruppe der nektontischen Fische gezählt.

Nach Typus 1 gebaute Gehirne müßten nach den aus Typus 2 und 4 gewonnenen Erfahrungen bei inaktiven Bodenformen zu suchen sein. Nur eine einzige der bearbeiteten Arten weist ein solches Gehirn auf, *Balistes*, eine *pelagische* Form. Allerdings ist *Balistes* eine der seltenen inaktiven Formen des Pelagials, die als Ausnahmen gelten müssen. Das Beispiel von *Balistes* zeigt, daß ein kleines Cerebellum nicht unbedingt den Schluß auf eine inaktive *Bodenform* zuläßt, sondern streng genommen lediglich auf eine in-

aktive Lebensweise hindeutet. (Vergleiche auch *Eupomotis gibbosus*.)

Es ist eine irrige Annahme, daß Raubfische ein relativ größeres Kleinhirn besitzen als sogenannte Friedfische. Wenn man die Gehirne von *Coregonus* sp. (Planktonfresser, gelegentlich Raubfisch), *Salmo irideus* (nur in nahrungsarmen Gewässern räubernd), *Esox lucius* (ausgesprochener Raubfisch, aber selten aktiv jagend) und *Perca fluviatilis* (ausgesprochen aktiv jagender Raubfisch) vergleicht, so sieht man, daß von *Coregonus* bis *Perca* das Kleinhirn im Verhältnis zu den andern Hirnteilen an Bedeutung abnimmt. Der dabei relativ zunehmende Hirnteil ist das Tectum opticum. (Vergleiche auch das Verhältnis zwischen Tectum opticum und Cerebellum bei inaktiven Bodenräubern, wie *Lophius* und *Batrachus*, und das außerordentlich stark entwickelte Kleinhirn von *Barbus*.)

2. Das Gewichtsverhältnis von Telencephalon und Tectum opticum, unter Berücksichtigung des Ausbildungsgrads der Geschmackszentren.

Eine weitere Gruppierung läßt sich auf Grund des Verhältnisses zwischen den Integrationsorten des Geruchsinns und des Lichtsinns durchführen. Der eine Teil der untersuchten Arten weist ein Vorderhirn auf, das deutlich schwerer ist als das Sehzentrum, während beim andern Teil der Arten das Sehzentrum überwiegt. Es darf jedoch nicht ohne weiteres von Makrosmaten (Nasentieren) und Mikrosmaten (Augentieren) gesprochen werden, weil bei den Fischen der zweite chemische Sinn, der Geschmackssinn, bei der Suche und Auffindung der Nahrung eine ebenso wichtige oder noch wichtigere Rolle spielen kann als die beiden oben erwähnten Fernsinne. Von Mikrosmaten und Makrosmaten kann nur gesprochen werden, wenn der Geschmackssinn beim Nahrungserwerb im Vergleich zu den beiden andern Sinnen eine untergeordnete Rolle spielt. Die Ausbildung des Geschmackssinns und seiner Zentren muß somit in die Untersuchung über Makro- und Mikrosmatie miteinbezogen werden.

Aus den Gewichten der Vorderhirne und der Tecta optica wurden für die verschiedenen Arten Indexwerte berechnet (Tabelle 19), welche aussagen, in welchem Gewichtsverhältnis das Riechhirn zum optischen Zentrum steht.

Tabelle 20 orientiert über die Bedeutung des Geschmackssinnes bei den verschiedenen Arten sowie über den Ausbildungsgrad der

Tabelle 19. Vorderhirnindices, auf Grund des arteigenen Tectum opticum berechnet.

a) Vorderhirn größer als Tectum opticum :	b) Vorderhirn kleiner als Tectum opticum :
(Protopterus ca. 16,5)	Squalius 0,73
Calamoichthys 8,36	Batrachus 0,71
Anguilla 2,69	Tinca 0,65
Ameiurus 1,75	Blicca 0,58
Silurus 1,73	Abramis 0,56
Lota 1,50	Gobio 0,51
Balistes 1,47	Eupomotis 0,49
Barbus 1,21	Leuciscus 0,46
	Scardinius 0,38
	Coregonus 0,34
	Perca 0,32
	Merluccius 0,32
	Salmo 0,28
	Lophius 0,24
	Esox 0,22

Tabelle 20

Art	Lobi vagales	Lobus facialis	Bartfäden
Calamoichthys	klein	—	—
Anguilla	klein	—	—
Ameiurus	groß	relativ groß (unverwachsen)	8
Silurus	groß	relativ groß (unverwachsen)	6
Lota	groß	groß	1
Balistes	klein	—	—
Barbus	groß	groß	4
Squalius	klein	mittelgroß	—
Batrachus	mittelgroß	—	—
Tinca	groß	groß	2
Blicca	groß	groß	—
Abramis	groß	klein	—
Gobio	groß	groß	2
Eupomotis	klein	—	—
Leuciscus	klein	klein	—
Scardinius	groß	klein	—
Coregonus	klein	—	—
Perca	klein	—	—
Merluccius	klein	—	—
Salmo	klein	—	—
Lophius	mittelgroß	—	—
Esox	klein	—	—

Geschmackszentren in der Medulla oblongata. Die Lobi vagales empfangen durch Fasern des N. X und N. XI Geschmacksreize vom Pharynx und vom hintern Teil des Mundes her. Der Lobus facialis (Lobus impar) erhält durch einen Facialisast Geschmacksreize von den an den Lippen, den Bartfäden und andern Stellen des Schädels sitzenden Geschmacksknospen.

Als wirkliche Makrosmaten unter den Arten, deren Vorderhirn schwerer ist als das Tectum opticum, können nur Calamoichthys und Anguilla angesehen werden. Bei ihnen ist der Geruchssinn der dominierende Fernsinn. Die Größenentwicklung ihrer Riechzentren steht mit dem Ausbildungsgrad ihrer Riechorgane im Einklang.

Bei den übrigen Arten dieser Kategorie kommt dem Geschmackssinn, nach der Differenzierung der Medulla oblongata und der Ausrüstung der Tiere mit besonderen Geschmacksorganen zu schließen, bei der Nahrungssuche eine sehr große Bedeutung zu. – Bei Balistes steht die Ausbildung des Riechorgans in keinem Verhältnis zur massenmäßigen Entwicklung des Vorderhirns. Deshalb muß vermutet werden, daß das Vorderhirn von Balistes nicht nur der Riechfunktion dient. Andere Anhaltspunkte für eine solche Annahme liegen allerdings nicht vor.

Die wirklichen Makrosmaten sind benthische Formen. Aber auch die übrigen Arten, deren Vorderhirn das Tectum opticum gewichtsmäßig übertrifft, halten sich am Grund auf oder suchen wenigstens ihre Nahrung am Grund (Ausnahme: Balistes).

Eine gute Ausbildung des Geruchszentrums geht in vielen Fällen Hand in Hand mit einer guten Ausbildung der Geschmackszentren und nur im Fall von Balistes parallel mit einem starken Entwicklungsgrad des optischen Zentrums.

Die Arten, deren Tectum opticum schwerer ist als ihr Vorderhirn, lassen sich ebenfalls in 2 Gruppen unterteilen:

1. Mehr oder weniger reine Augentiere, Mikrosmaten. – Ihre Medulla oblongata ist kaum oder nur schwach differenziert. Die Lobi vagales sind fast nicht sichtbar. Ein Lobus impar ist überhaupt nicht vorhanden. Zu dieser Gruppe gehören, außer Gobio gobio, die nektontischen Arten vom Hirntypus 5 sowie die benthischen Formen vom Hirntypus 4. Es sind zum größten Teil Raubfische (Ausnahmen Leuciscus und Coregonus). Die Frage, ob Coregonus die Planktonten seiner Nahrung optisch einzeln herausfängt oder ob er das Wasser mit Hilfe seines Kiemenreusenapparats filtriert, ist umstritten. Eigene Beobachtungen im Aquarium haben gezeigt,

daß zumindest junge Felchen die Planktonen Stück für Stück herausfangen.

2. Tectum opticum schwerer als Vorderhirn, bei gleichzeitiger guter Ausbildung der Geschmackszentren. -- In dieser Gruppe sind nur nektontische Cypriniden vereinigt. Sie gehören dem Hirntypus 5 (*Gobio gobio*), sowie den Hirntypen 6 und 7 an. Bei *Tinca* ist anzunehmen, daß der Geschmacksinn bei der Auffindung der Nahrung die größere Rolle spielt als der Gesichtssinn. *Tinca* ist nachts aktiv.

°

* * *

Auf Grund der vorangegangenen Ausführungen kann man den aufgestellten Hirntypen folgende oekologische und ethologische Eigenschaften zuordnen:

- Hirntypus 1: Geringe Aktivität. Einziger Vertreter pelagial.
- Hirntypus 2: Benthische Arten.
Makrosmaten oder Arten mit sowohl gut entwickeltem Geruchssinn als auch Geschmackssinn.
Häufig Nachttiere.
- Hirntypus 3: Nektontische Arten, welche ihre Nahrung mittels Geruchs- und Geschmackssinn finden. Enge Beziehung zum Boden.
Nachttiere.
- Hirntypus 4: Benthische Arten.
Vorwiegend sich optisch orientierende Raubfische.
- Hirntypus 5: Nektontische Arten.
Mikrosmaten. Der Geschmackssinn kann gut entwickelt sein, aber auch fehlen. Optische Orientierungsweise dominiert. Tagtiere, oft Räuber.
- Hirntypus 6: Nektontische Arten. Enge Beziehung zum Boden. Nahrungssuche mit Hilfe des Gesichts- und des Geschmackssinns.
Tagtiere. Nicht oder nur gelegentliche Räuber.
- Hirntypus 7: Nektontische Arten. Enge Beziehung zum Boden. Der Geschmackssinn dominiert bei der Nahrungssuche. Nachttiere.

V. Allgemeine Ergebnisse

In der Einleitung zu dieser Arbeit wurde, auf Grund der von *Portmann* und *Wirz* bei Vögeln und Säugetieren erhaltenen Resultate, die Frage nach einem ähnlichen Zusammenhang zwischen dem Ausbildungsgrad des Gehirns und der Entwicklungshöhe der entsprechenden Art bei Teleostiern gestellt.

Unter der Entwicklungshöhe eines Organismientypus ist nach *Franz* [1935] der Grad seiner Vervollkommnung zu verstehen. Ver-

vollkommenheit (Veränderung der Organisation, durch die unter anderem der Organismotyp dem Kampf ums Dasein besser gewachsen wird) entspricht einer progressiven Evolution und wird durch Zusammenwirken von zentralisierenden und differenzierenden Faktoren erzielt. Die Leistungsfähigkeit des Organismus wird dabei erhöht und damit eine Zunahme der Entfaltung einer Gruppe ermöglicht.

Der Steigerung des Vervollkommenungsgrades, der «Elevation», stellt *Franz* den Begriff der «Spezialisierung» gegenüber. Diese beruht auf bloßer oder überwiegender Differenzierung und übt, im Gegensatz zur Elevation, eine hemmende Wirkung auf die Entfaltung einer Gruppe aus.

Nach *Sewertzoff* [1931] kann die progressive Evolution vier verschiedene allgemeine Richtungen einschlagen: 1. Richtung der physiologischen und morphologischen, progressiven Evolution oder *Aromorphose*. – 2. Richtung der adaptiven Entwicklung im engeren Sinne oder *Idioadaptation*. – 3. Richtung der embryonalen Anpassung oder *Coenogenese*. – 4. Richtung der physiologischen und morphologischen *Degeneration*. Aromorphose führt zu einer Steigerung der allgemeinen Lebensenergie der evoluierten Tierformen, doch ist dieser Begriff nicht identisch mit der Vervollkommenheit im Sinne von *Franz*. *Sewertzoff* legt das Hauptgewicht auf die aktiven Organe. Von der Zentralisation werden sowohl aktive als auch passive Organe erfaßt.

Bei der *Idioadaptation* erfolgt keine Steigerung der allgemeinen Lebensenergie. Die evoluierten Formen passen sich nur im Vergleich zu ihren Vorfahren besser an bestimmte Bedingungen ihrer Umgebung an, ohne sich indessen höher als diese zu entwickeln.

Beispiele für Aromorphosen bei Actinopterygiern sind nach *Sewertzoff* unter anderem: Entwicklung der Vertikalstellung der Pectoralflossen aus ursprünglicher Horizontalstellung (*Lophius* sekundär horizontal). – Umbildung einer dorsalen Schwimmblase zu einem hydrostatischen Apparat. – Ablösung der dicken, bewegungshemmenden Ganoidschuppen durch dünne, leicht gegeneinander verschiebbare Cycloid- oder Ktenoidschuppen.

Wirz [1950] konnte zeigen, daß der durch Hirnindices ausgedrückte Cerebralisationsgrad ein Maß für die fortschreitende Zentralisierung darstellt. Die Cerebralisation wird zu einem Teilvorgang der Elevation. – Die progressive Entwicklung des Gehirns der höheren Wirbeltiere (insbesondere die Vergrößerung der Neuhrn-

anteile bei Vögeln und Säugern) ist ein Beispiel einer Aromorphose im Sinne von *Sewertzoff*.

Unterschiede im Grade der Zentralisation und der Differenzierung dürften bei vergleichenden Untersuchungen innerhalb der umstrittenen Sammelgruppe der «Fische» zu Tage treten (Agnatha, Elasmobranchier, Actinopterygier, Brachiopterygier). Eine entsprechende Arbeit ist in Vorbereitung.

Im Gegensatz dazu ist die außerordentliche Mannigfaltigkeit in der Ausbildungsform der Gehirne innerhalb der Gruppe der Teleostier anders zu deuten. Zwar zeigt eine vergleichende Betrachtung der Formenfülle der Knochenfische und deren Entstehungsgeschichte, daß neben reinen Differenzierungsprozessen (Spezialisierung) auch Elevationsvorgänge in verschiedenen progressiven Entwicklungslinien zu allgemein höher organisierten und nicht nur spezialisierten Typen geführt haben. Die Gehirne der höher organisierten Formen aber zeigen keine auffälligen Veränderungen der Masse des gesamten Gehirns oder eines bestimmten Hirnteils, wie das innerhalb der Säugetiere oder der Vögel klar nachweisbar ist. Allerdings sind in der vorliegenden Arbeit nur relativ wenige Arten untersucht worden. Es ist nicht ausgeschlossen, daß ausgedehntere Untersuchungen Überraschungen bringen könnten.

Die Mannigfaltigkeit in der Ausbildungsform des Gehirns bei den Knochenfischen scheint in erster Linie auf einem funktionellen Zusammenhang zwischen der Hirnstruktur und der Art und Weise zu bestehen, wie sich die einzelnen Arten mit Hilfe ihrer Sinnesorgane mit der Umwelt auseinandersetzen. Mehr oder weniger starker Entfaltung und Bedeutung bestimmter Sinnesorgane entsprechen stärker oder schwächer entwickelte Sinneszentren im Gehirn.

Je nach ihrer Ausstattung mit Sinnesorganen sind die verschiedenen Arten an bestimmte, begrenzte Lebenszonen (*niches écologiques*) und in diesen an bestimmte Lebensweisen angepaßt. Es ist deshalb möglich, auf Grund der oekologischen Bedingungen und der Verhaltensweise einer Art auf den Bautypus ihres Gehirns zu schließen und umgekehrt. Hingegen kann nicht aus der Hirnstruktur und dem Hirngewicht auf die allgemeine Organisationshöhe einer Knochenfischart geschlossen werden.

Eine Einschränkung muß bei der vergleichenden Betrachtung der Entwicklung des Riechhirnanteils gemacht werden: Bekanntlich stellt eine besonders stark hervortretende Bedeutung des Geruchsinns und damit ein relativ hohes Riechhirngewicht ein primitives

Merkmal dar. Wie für die höheren Wirbeltiere, gilt dies auch für die «Fische». *Petromyzon* ist ein Makrosmat. Ebenfalls stark entwickelte Geruchsorgane und Riechzentren weisen die Elasmobranchier und die Altfische auf. Bei den höher elevierten Knochenfischen hat der Geruchssinn im allgemeinen seine überragende Bedeutung verloren, doch gibt es auch unter den Knochenfischen ausgesprochene Makrosmaten. In der Regel ist auch bei den Knochenfischen Makrosmatie gepaart mit andern primitiven Merkmalen, oft sekundärer Natur. Die sekundär apoden, mit weiteren archaischen Merkmalen ausgerüsteten Aalartigen besitzen eine olfaktorisch orientierte Lebensweise. Ähnliche Verhältnisse liegen bei *Lota vulgaris* vor, einer Art, die ein Gemisch von primitiven und evoluierten Charakteren aufweist (Cycloidschuppen, Physoklist). Physoklisten und mit Ktenoidschuppen bedeckte Arten tendieren in der Regel gegen eine optisch orientierte Lebensweise hin (Perciformes u. a.). Unter den Clupeiformes (Physostomen mit Cycloidschuppen, Isospondylie) sind ausgesprochene Mikrosmaten zu finden (*Esox lucius*).

Das Totalhirngewicht scheint mit dem Aktivitätsgrad der verschiedenen Arten in Zusammenhang zu stehen. Jedenfalls fällt auf, daß *Anguilla*, *Lophius* und *Batrachus*, benthische inaktive Arten, ein Hirngewicht besitzen, das deutlich unter demjenigen der übrigen untersuchten Arten liegt, obgleich *Lophius* und *Batrachus* zu Gruppen gehören, die auf der höchsten, von Knochenfischen erreichten phylogenetischen Rangstufe stehen.

Unsere Untersuchungen zeigen einerseits, daß die mit Erfolg bei Vögeln und Säugern angewandten Methoden der Bestimmung des Cerebralisationsgrades bei den Teleostiern nicht dieselben deutlichen Resultate ergeben. Andererseits bringt die vergleichende Analyse der Hirnteile aber wichtige Unterschiede in der Struktur des Teleostierhirns zur Darstellung. Sie liefert damit einen Beitrag zur feineren Unterscheidung der Evolutionshöhe sowohl wie des Spezialisierungsgrades der Knochenfischtypen. So vermag sie wesentlich mitzuhelfen, die bedeutende evolutive Mannigfaltigkeit der Teleostier schärfer zu kennzeichnen.

Zusammenfassung

1. Die Beteiligung der einzelnen Hirnabschnitte an der Zusammensetzung des Totalhirns wird in Prozenten ausgedrückt (Totalhirngewicht = 100%). Es handelt sich dabei um angenäherte Werte, da das Wachstum der Hirnteile innerhalb einer Art nicht in jedem Falle isometrisch verläuft.

2. Auf Grund der gewonnenen Prozentmittelwerte, die selber als interspezifische Vergleichszahlen nicht verwendbar sind, wird für jede Art eine intracerebrale Rangliste der Hirnteile erstellt. Nach der Art der Zusammensetzung ihrer Gehirne werden die untersuchten Spezies in Gruppen eingeteilt. Jede Gruppe ist somit durch einen bestimmten Hirntypus ausgezeichnet.

3. Die Zugehörigkeit zu einem bestimmten Hirntypus ist bei Teleostiern nicht in erster Linie durch die systematische Stellung einer Art bedingt, sondern durch ihr Milieu und durch ihre Lebensgewohnheiten. Innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe können Gehirne von verschiedenen Typen auftreten. Arten, die unter gleichen ökologischen Bedingungen leben und sich mit ihrer Umwelt in ähnlicher Art und Weise auseinandersetzen, besitzen in der Regel Gehirne, die ein und demselben Typus angehören.

Summary

1. The relative size of the parts of the brain is stated in percentages of the total brain (weight of the brain = 100 %). There is no isometric growth of the parts of the brain in a species. Therefore approximate values only may be found.

2. As average percentages give no reliable interspecific values, the arrangement of the parts of the brain is used for an intracerebral classification of a species. The species are arranged in groups according to their brain constitution. Therefore each group shows a certain type of brain constitution.

3. Brain constitution in Teleosts is not determined by the systematic range of a species rather by its surroundings and its habits. There may appear different brain types amongst relations. Species living in the same ecologic condition show as a rule the same brain type.

Résumé

1. La participation des diverses parties du cerveau à la masse cérébrale dans son ensemble est exprimée en % (Poids cérébral total = 100). Ces valeurs ne sont toutefois qu'approximatives du moment que la croissance des différentes parties du cerveau n'est pas isométrique chez tous les représentants d'une espèce.

2. Si l'on se base sur les valeurs moyennes de ces pourcentages – qui ne sont pas utilisables en elles-mêmes comme valeurs de comparaison – on peut établir une «liste intracérébrale des valeurs» des différentes parties du cerveau. Selon le mode de constitution de leur cerveau les espèces examinées sont réparties en groupes, chaque groupe est ainsi défini par un type cérébral déterminé.

3. Le classement des téléostéens dans un groupe défini de type cérébral ne relève pas tant du fait de leur appartenance systématique à une espèce, mais il est déterminé par le milieu où ils vivent et par leurs mœurs. Des types de cerveau différents peuvent se rencontrer chez des espèces parentes les unes des autres. Des espèces vivant dans des conditions écologiques semblables, et s'adaptant de la même façon à leur habitat, présentent dans la règle un cerveau de même type.

LITERATUR

- Akert, K.: Helvet. physiol. pharmacol. Acta 5, C 27, 1947.
 Berg, L.: Trav. Inst. zool. Acad. Sci. U.R.S.S. 5 (2), 87–517, 1940.

- Berwein, M.*: Z. vergl. Physiol. 28, 402–420, 1941.
- Bhimachar, B. S.*: Proc. Ind. Acad. Sci. 21, 311–318, 1945.
- Id.*: *ibid.* 21, 319–327, 1945.
- Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch*: Handb. der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. II. Sinnesorgane und Nervensystem. Berlin/Wien 1934.
- Brummelkamp, R.*: Acta neerl. Morph. 2, 268–271, 1939.
- Buddenbrock, W. v.*: Grundriß der vergleichenden Physiologie. I. Sinnesorgane und Nervensystem. 2. Aufl. Berlin 1937.
- Chauchard, A. und B. Chauchard*: C. R. Acad. Sci., Paris 184, 696–698, 1927.
- Id.*: *ibid.* 185, 667–669, 1927.
- Cordier, R.*: Les composants fonctionnels des nerfs craniens chez les Vertébrés. Actualité Sci. Ind. No. 797, Paris 1939.
- Donaldson, H. H.*: Decenn. publ. Univ. Chicago 10, 17–30, 1902.
- Dubois, E.*: Bull. Soc. Anthropol. Paris, 4e sér. 8, 337–376, 1897.
- Id.*: Z. Morph. Anthropol. 18, 323–350, 1914.
- Evans, H. M.*: Proc. roy. Soc. B. 108, 233–257, 1931.
- Id.*: Brain and Body of Fish. London 1940.
- Fatio, V.*: Faune des Vertébrés de la Suisse. Poissons 4, 5. Basel und Genf 1882, 1890.
- Franz, V.*: Der biologische Fortschritt. Jena 1935.
- Frisch, K. v.*: Naturwissenschaften 29, 321–333, 1941.
- Id.*: Z. vergl. Physiol. 29, 46–145, 1942.
- Gæz, H.*: Z. vergl. Physiol. 29, 1–45, 1942.
- Hatai, S.*: Proc. nat. Acad. Sci., Wash. 4, 19–21, 1918.
- Herter, K.*: Biol. Zbl. 68, 77–95, 1949.
- Hofer, B.*: Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1909.
- Hosch, L.*: Zool. Jb. (Allg. Zool.) 57, 57–98, 1936.
- Huxley, J. S.*: und G. Teissier: Biol. Zbl. 56, 381–383, 1936.
- Janzen, W.*: Zool. Jb. (Allg. Zool.) 52, 591–628, 1932/33.
- Kappers, C. U. A.*: The evolution of the Nervous System in Invertebrates, Vertebrates and Man. Haarlem 1929.
- Id.*: Anatomie comparée du système nerveux. Haarlem/Paris 1947.
- Karamaian, A. J.*: Fiziol. Zh. S.S.S.R. 35, 167–181, 1949.
- Kellicott, W. E.*: Amer. J. Anat. 8, 319–354, 1908.
- Kurepina, M. N. and Pavlovsky, E. N.*: Bull. Acad. Sci. U.R.S.S. Ser. Biol. Nr. 1, 5–57, 1946.
- Kumakura, S.*: Nagoya J. med. Sci. 3, 19–24, 1928.
- Latimer, H. B.*: Univ. Kansas Sci. Bull. 31, 211–221, 1946.
- Le Cren, E. D.*: In litt.
- Liermann, K.*: Z. Anat. EntwGesch. 100, 1–39, 1933.
- Linder, A.*: Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. Basel 1945.
- Lißner, H.*: Das Gehirn der Knochenfische. Wiss. Meeresunters. Helgoland. N. F. 14. Abt. Helgoland, Heft 2, 125–184, 1923.
- Lumer, H.*: Amer. Nat. 70, 188–191, 1936.
- Id.*: *ibid.* 73, 339–346, 1939.
- Malme, G.*: K. svenska Vetensk. Akad. Avh. Bihang 17, Afd. IV. 1–60, 1891.
- Matsui, K.*: Kagaku Nanyo (Sci. South Sea) 5, 106–116, 1942.
- Meader, R. G.*: Zoologica, N. Y. 24, 11–14, 1939a.

- Meador, R. G.: Proc. Kon. Akad. Wetens. 42, 3-16, 1939b.
Noble, G. K.: Anat. Rec. 70. Suppl. 2, 58, 1938.
Paulian, R.: C.R. Soc. Biol., Paris 113, 656-658, 1933.
Id.: Contribution à l'étude de la croissance relative du système nerveux central.
Les Presses Univ. France, No. 544, 1934.
Pipping, M.: Soc. Sci. Fennica, Comm. Biol. 2, 1-25, 1927.
Portmann, A.: Rev. Suisse Zool. 49, 169-185, 1942.
Id.: Alauda 14, 2-20, 1946; 15, 1-15, 1947; 15, 161-171, 1947.
Rabl-Rueckhard: Arch. Anat. Physiol. anat. Abt., 111-138, 1882.
Sasaki, K.: Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. 4. Ser. 1, 239-260, 1926.
Sewertzoff, A. N.: Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena 1931.
Sholl, D.: Proc. roy. Soc. B. 135, 243-258, 1948.
Smolian, K.: Merkbuch der Binnenfischerei I. Würzburg 1920.
Steinmann, P.: Die Fische der Schweiz. Aarau 1936.
Sutter, E.: Denkschr. schweiz. naturf. Ges. 75, Abh. 1, 1-110, 1943.
Ten Cate, J.: Ergebn. Biol. 11, 335-409, 1935.
Tuge, H.: J. comp. Neurol. 60, 201-236, 1934; 61, 347-369, 1935.
Walter, E.: Einführung in die Fischkunde. Leipzig 1913.
Wiebalck, U.: Zool. Anz. 117, 325-329, 1937.
Wirz, K.: Acta anat. 9, 135-196, 1950.
Wunder, W.: Z. vergl. Physiol. 6, 67-98, 1927.
Id.: Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. Stuttgart 1936.

Eingegangen 10. April 1954

Curriculum vitae

Als Sohn des Ernst Geiger, Dr. phil., Maler in Ligerz, und seiner Gattin Maria, geb. Bockhoff, wurde ich, Albrecht Ulrich Wolfgang Geiger von Au (St. Gallen) und Brugg, am 17. Juli 1921 in Biel geboren. In Biel besuchte ich von 1933 bis 1940 das Städtische Gymnasium, wo ich im Herbst 1940 die Maturitätsprüfung nach Typus B ablegte. Anschließend immatrikulierte ich mich an der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich und hörte Vorlesungen und besuchte Übungen bei folgenden Professoren und Dozenten: *Burri, Frey-Wyßling, Gäumann, Koch, Kollros, Niggli, Pallmann, Ruzicka, Schneider, Seiler, Staub, Treadwell*. 1942 verließ ich die Hochschule und bildete mich bis 1945 praktisch in Fischerei und Fischzucht aus. Im Frühjahr 1945 immatrikulierte ich mich an der Universität Basel, wo ich bei folgenden Professoren und Dozenten Vorlesungen hörte und Übungen besuchte: *Bernhard, Erlenmeyer, Geiger-Huber, Geigy, Handschin, Heitz, Lüscher, Mislin, Portmann, Reichel, Schüepp, Senn, Vischer, Vonderschmitt*. Im Sommer 1952 konnte ich, dank eines großzügigen Stipendiums der Janggen-Pöhn-Stiftung in St. Gallen, eine Assistentenstelle am Institut des Pêches maritimes du Maroc in Casablanca unter Herrn Direktor *Furnestin* antreten. Diese Stelle versche ich zur Zeit noch.

Die vorliegende Dissertation ist unter der Leitung von Herrn Prof. A. Portmann entstanden.

